Zytologische Untersuchungen über die Haploidgeneration einiger Caprifoliaceen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Mathematisch- naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

vorgelegt von

Alfred Jeran
aus Bromberg

Tag der mündlichen Prüfung: 9. 12. 1936.
Tag der Promotion: ~~19~~. 3. 1937

1937

Druckerei u. Verlag wissenschaftlicher Werke Konrad Triltsch, Würzburg

14 N 2

Referenten:

Prof. Dr. P. N. Schürhoff.
Prof. Dr. L. Diels.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhalts-Verzeichnis

	Seite
Einleitung	1— 9
Hauptteil	10—52
1. Gattung Diervilla	10—22
2. Gattung Lonicera	22—36
3. Gattung Viburnum	36—52
Zusammenfassung	52—54
Auswertung	54—56
Figurenerklärung	63—65
Literaturverzeichnis	66—68

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535726_0081

Einleitung.

Die Caprifoliazeen werden von Engler in die Reihe der Rubiales gestellt. Auch Wettstein, Strasburger und Hutchinson rechnen sie zu der gleichen Gruppe. Bei Warming-Möbius finden wir die Caprifoliazeen zusammen mit den Rubiazeen bei den Rubiales, während die Valerianazeen und die Dipsacazeen, die bei den vorher genannten Systematikern ebenfalls bei den Rubiales stehen, schon zu einer besonderen Reihe der Aggregatae zusammengefaßt sind. Fritsch äußert sich in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (1891) über die systematische Stellung der Caprifoliazeen folgendermaßen: „Die Caprifoliazeen schließen sich so enge an die Rubiazeen an, daß es unmöglich ist, auch nur ein einziges durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal dieser beiden Familien anzugeben. Andererseits zeigt namentlich die Gattung Viburnum eine gewisse Annäherung an die Familie der Cornazeen, welche allerdings durch die freien Blätter der Blütenkrone wesentlich abweicht. Die Gattung Sambucus, welche in mehrfacher Hinsicht isoliert steht, obwohl ihre Verwandtschaft mit Viburnum unleugbar ist, läßt deutliche Analogien mit den Valerianazeen erkennen."

Es sei hervorgehoben, daß auch Eichler (1890) schon die Caprifoliazeen mit den Valerianazeen, Dipsacazeen und Compositen in die Reihe der Aggregatae zusammengefaßt und die Campanulazeen mit den Lobeliazeen, Stylidiazeen, Goodeniazeen und endlich auch den Cucurbitazeen zur Reihe der Campanulinae vereinigt hat. Diese Reihe nennen Warming-Möbius Campanulales, wo wir dieselbe Anordnung der Familien wiederfinden. Daß auch neuerdings diese Anschauung der beiden letztgenannten Systematiker noch vertreten wird, ergibt sich z. B. daraus, daß Giesenhagen in seinem Lehrbuch der Botanik (10. Aufl. 1928) ebenfalls die Valerianazeen, Dipsacazeen und die Compositen zu einer gemeinsamen Ordnung, den Monospermen zusammengefaßt hat, während die Campanulazeen, Lobeliazeen, Stylidiazeen, Gardeniazeen, Cucurbitazeen, Rubiazeen und endlich auch die Caprifoliazeen auf Grund der Zahl der Samenanlagen die Ordnung der Pleiospermae einnehmen.

Es ist nun zu beobachten, daß die Merkmale der Diploidgeneration, welche zur Auswertung der systematischen Beziehungen herangezogen werden, durchaus nicht immer eine morphologische Entfaltung auf Grund innerer Faktoren darstellen, sondern in manchen Fällen reine physiologische Anpassungen sind, die wir als Konvergenzerscheinungen deuten müssen oder die wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit als reine Konvergenzerscheinungen angesehen werden können. So spielt z. B. gerade für die Zusammenfassung der Campanulazeen mit den Compositen der Fegeapparat des Griffels eine besondere Rolle. Doch handelt es sich hier ohne Zweifel nicht um das Endglied einer bestimmten Entwicklungsrichtung, sondern um eine physiologisch wichtige Anpassung, die auch nicht einmal bei allen Familien der Englerschen Campanulatae durchgeführt ist.

Ferner wird das Vorkommen von Inulin bei den Campanulazeen und Compositen als wesentlicher Faktor für eine verwandtschaftliche Beziehung gewertet. So schreibt z. B. Schumann („Natürl. Pflanzenfam."): „Verwandtschaftlich stehen sie (die Campanulaceae) den anderen Familien der Reihe nahe, so auch den Compositen, besonders durch die kopfförmigen Blütenstände mancher Gattungen, sowie durch das Vorkommen von Inulin." Hierzu ist zu bemerken, daß bisher nicht bei allen von Engler zu den Campanulatae gestellten Familien Inulin nachgewiesen ist, und daß Inulin bei verschiedenen Violazeen, bei Drosophyllum lusitanicum, ferner bei einigen Monocotyledonen (Leucoium, Galanthus, Allium) und endlich bei zwei Marcgraviazeen gefunden wurde. Es geht hieraus hervor, daß das Vorkommen von Inulin bei Compositen, Campanulazeen, Goodeniazeen und Stylidiazeen nicht von ausschlaggebender Bedeutung für eine nahe Verwandtschaft zu bewerten ist.

Die mannigfaltigen Formen der Diploidgeneration bedeuten großenteils Anpassungserscheinungen, vor allem an die bei der Befruchtung mitwirkende Tierwelt, und sind daher als durch äußere Faktoren gezüchtet zu betrachten. Wir finden infolgedessen sehr zahlreiche Konvergenzerscheinungen und müssen daher bei jedem Merkmal genau prüfen, ob es sich um eine typische Fortentwicklung „verwandtschaftlicher" Anlagen handelt. So sind auch die kopfförmigen Blütenstände (vgl. das Zitat nach Schumann) durchaus nicht als Verwandtschaftsmerkmal anzusehen, sondern auch hier handelt es sich wieder um eine Ausgestaltung des Schauapparates, wie sie in den verschiedensten Pflanzenfamilien vorkommt.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Haploidgeneration. Wir finden bis zur Befruchtung das Bestreben einer ständigen Reduktion des Gametophyten. Einerseits wird der Entwicklungsgang bis zur Eizelle durch Unterdrückung von Teilungen möglichst beschleunigt und andererseits für eine besonders gute Ernährung des männlichen Gametophyten in den Antheren gesorgt, was in zweckmäßigster Weise durch die Bildung eines Periplasmodiums erreicht wird. Auch die simultane Tetradenbildung, sowie die Furchungsteilung der Tetrade sind als schneller zum Ziele führende Progressionen anzusehen. Endlich erkennen wir noch in der Teilung der Antheridiummutterzelle im ungekeimten Pollenkorn das Bestreben des männlichen Gametphyten, den ganzen Ausbildungsgang auf dem Diplonten zu Ende zu führen. Nur bei der Reifung des Samens treten gegenüber dem primitiven zellulären Endosperm Progressionen auf, die Komplikationen verschiedener Art darstellen, um eine schnelle Nahrungsaufnahme in das Endosperm zu ermöglichen, wodurch dem Embryo bei seinem Wachstum reichliches Nährmaterial zur Verfügung gestellt wird. Gerade diese nach der Befruchtung stattfindenden Vorgänge im Embryosack sind von besonderem systematischen Wert, da sich zeigen läßt, daß sie für die einzelnen Familien, ja sogar für viele Reihen spezifisch sind. Wir finden, daß manche Familien die ernährungsphysiologische Bedeutung des zellulären Endosperm durch Vergrößerung oder Vermehrung der Antipoden zu verbessern suchen. Dieses Hilfsmittel hat sich indessen ganz allgemein als verbesserungsbedürftig gezeigt, so daß überall da, wo eine Vermehrung oder besondere Vergrößerung der Antipoden stattgefunden hat, sehr stark die Tendenz zum Ausdruck kommt, das zelluläre Endosperm in das nukleäre umzuwandeln. Wir finden daher häufig bei Vermehrung der Antipoden schon ein nukleäres Endosperm vor. Bei den Caprifoliazeen und Compositen hat sich in einer Anzahl von Fällen bereits ein nukleäres Endosperm entwickelt, obwohl

im allgemeinen noch das zelluläre Endosperm vorherrscht. Ganz scharf getrennt von dieser Entwicklungsrichtung ist der Typus des endospermalen Basalapparates. Hier sind die Antipoden klein und zeigen keine Vermehrung, und der Basalapparat übernimmt zuerst haustoriale Funktionen. Von dem primitiven, zelligen Endosperm bleibt als Charakteristikum nur noch die Bildung einer Zellwand nach der ersten Kernteilung übrig. Es besteht überall bei Anlage des Basalapparates die Tendenz, auch diese erste Teilung ausfallen zu lassen und so ein rein nukleäres Endosperm zu bilden. Als Beispiel seien hier die Helobiae und die Liliiflorae genannt. Einen dritten Entwicklungstypus zeigt das Endosperm durch die Ausbildung von mikropylaren und chalazalen Haustorien. Dieser Typus findet sich nur bei den Metachlamydeen und zeigt eine außerordentliche Vollkommenheit, was sich darin zu erkennen gibt, daß das zentrale Endosperm nicht wie bei den anderen beiden Typen in den nukleären Zustand übergeht und also auf die Progression vom zellulären zum rein nukleären verzichtet. Die einzelnen Typen der Endospermentwicklung sind so charakteristisch, daß man annehmen muß, die Tendenz zur Entwicklung des jeweiligen Typus sei außerordentlich früh festgelegt worden. Man findet nämlich bei einander nahestehenden Familien immer nur einen dieser Typen und kann infolgedessen auch umgekehrt den Schluß ziehen, daß verschiedenartige Endospermtypen gegen eine Verwandtschaft der betreffenden Familien sprechen.

Im besonderen ist Schürhoff bestrebt, die Haploidgeneration als der Diploidgeneration gleichwertig für die Erkennung verwandtschaftlicher Beziehungen heranzuziehen, und wies (1927) auf die großen Unterschiede zwischen den Campanulazeen einerseits und den Compositen andererseits in der Haploidgeneration hin, während er im Gegensatz dazu auf die großen Übereinstimmungen in der Haploidgeneration der Rubiales und der Compositen aufmerksam machte. (Schürhoff 1926: Zur Pleiophylie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung.) Er spricht die Vermutung aus, daß diese Übereinstimmung als Ausdruck einer natürlichen Verwandtschaft, zum mindesten aber als ein Kennzeichen einer gleichen Entwicklungshöhe anzusehen sei, so daß die Compositen besser an die Valerianazeen und Dipsacazeen anzuschließen wären. Da unsere zytologischen Kenntnisse über die Haploidgeneration der Caprifoliazeen zum Teil noch sehr lückenhaft sind, konnte bisher ein Vergleich der Entwicklung der Haploidgeneration der Compositen mit der der Caprifoliazeen nur recht mangelhaft durchgeführt werden. Ferner sind zahlreiche der anderen von Engler unter die Campanulatae gestellten Familien auch noch nicht genügend erforscht, so daß wir zur Entscheidung der Verwandtschaftsfrage auf Grund der Haploidgeneration in erster Linie auf die Familie der Campanulazeen angewiesen sind.

Die vorliegende Arbeit bezweckt nun, einige Lücken in unserer Kenntnis über die Entwicklung der Haploidgeneration der Caprifoliazeen auszufüllen, um festzustellen, wie weit sich die zytologischen Verhältnisse dieser Familie zu einer systematischen Auswertung vor allem in ihren Beziehungen zu den Merkmalen der Haploidgeneration der Compositen verwerten lassen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. Schürhoff, dem ich das Thema zu der vorliegenden Arbeit verdanke, auch an dieser Stelle für seine zahlreichen Ratschläge sowie seine ständige Hilfsbereitschaft meinen besten Dank auszusprechen.

Das Material zu den nachfolgenden Untersuchungen entstammt dem Berliner Botanischen Garten und wurde im Sommer 1933/34 und teil-

weise in den Monaten November und Dezember 1934 gesammelt. Die Blüten, die um die Mittagszeit zwischen 12 und 2 Uhr bei hellem Sonnenschein geschnitten wurden, lieferten das beste zytologisch verwertbare Material. Mehrmals habe ich Blütenstände mit Knöspchen der verschiedensten Größe und vielen offenen Blüten fixiert. Die Fixierung wurde mit Carnoyscher Lösung vorgenommen und das Material in Paraffin eingebettet. Die Dicke der Schnitte beträgt bei den jungen Stadien 5 μ, bei den älteren 10 μ. ur Feststellung der Chromosomenzahl, überhaupt zur Untersuchung der Reduktionsteilungen der männlichen und weiblichen Haploidgeneration eignet sich, da die Chromosomen äußerst klein sind, die Färbung mit Eisenhämatoxylin am besten. Jedoch ließen sich die reifen Pollenkörner nach dieser Methode nur schwer oder gar nicht differenzieren, so daß hierfür die Safranin-Anilinblau-Färbung angewandt wurde. Bei der Hämatoxylinfärbung ergab eine Nachfärbung mit Eosin oft gute Resultate.

Die bisherigen zytologischen Untersuchungen über die Caprifoliazeen sind nur als Einzeluntersuchungen zu werten, da sie noch nicht unter kritischen phylogenetischen Gesichtspunkten nachgeprüft wurden, insbesondere noch nicht unter dem Gesichtspunkte, ob sich aus dem zytologischen Verhalten Schlüsse auf verwandtschaftliche Beziehungen zu nahestehenden Familien, vor allem zu den Compositen ergeben würden. Daher gibt die vorhandene Literatur uns nur Bruchstücke oder Einzelheiten, die nachstehend besprochen werden.

Die zytologische Literatur über die Caprifoliazeen, soweit sie die Entwicklung der männlichen und weiblichen Haploidgeneraton betrifft, faßt Schürhoff (1926) folgendermaßen zusammen: „2- und 3kernige Pollen, 4 oder 1 Makrospore, Endosperm zellulär oder nukleär. Über die Entwicklung des Embryosackes und des Pollens liegen Mitteilungen von Lagerberg (1909) vor. Der Nuzellus setzt sich aus nur einer einzigen Zellschicht zusammen, welche die einzig vorhandene große Archesporzelle direkt umschließt. Der Kern ist von erheblicher Größe. Die haploide Chromosomenzahl ist 18. Die heterotypische Teilung setzt ohne Wandbildung ein. Die beiden Tochterkerne sind anfangs durch einen sehr kräftigen Spindelrest verbunden, dieser verschwindet aber bald ohne Anzeichen von Zellplattenbildung, und an seiner Stelle tritt eine große Vakuole auf, welche die beiden Kerne auseinandertreibt. Die darauf folgende homoiotypische Teilung bildet ebenfalls keine Zellwand, und so entsteht eine Makrosporentetrade, die zu gleicher Zeit das Vierkernstadium des Embryosacks darstellt. Es wird also die EMZ direkt zur Embryosackzelle. Eine der Antipodenzellen erweist sich als bedeutend langlebiger und größer als die beiden anderen und führt außerdem einen größeren Kern. Bei der Endospermbildung tritt zunächst eine Querteilung der Endospermzelle ein und wahrscheinlich dürfte auch der zweite Teilungsschritt in derselben Weise vor sich gehen. Bemerkenswert sind vor allem Zellkomplexe an der Tapetenschicht des Griffelkanals, die Lagerberg als archesporähnlich beschrieb. Nach Schürhoff (1916) handelt es sich jedoch um Drüsenzellen, die infolge Degeneration des Phragmoplasten bei der Teilung zweikernig geworden sind. Die Reste des Phragmoplasten färben sich ähnlich wie Mitochondrien." Die Entwicklung der Spermakerne beschreibt Schürhoff (1919). Er macht dabei die Feststellung, daß der generative Kern sich bereits vor der Keimung des Pollenschlauchs teilt, so daß die reifen Pollenkörner 3 Kerne enthalten.

Über Diervilla, Lonicera und Viburnum im besonderen liegen einige teilweise aber von einander abweichende Angaben in der Literatur vor,

die aber nur Bruchstücke oder Einzelheiten geben. Diese sollen nachstehend besprochen werden.

In den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl, wo die Caprifoliazeen von Fritsch eine systematische Bearbeitung erfahren haben, ist angegeben, daß die Samenanlagen hängend sind. Lagerberg (1909) gibt für Viburnum, Lonicera und Diervilla hängende Samenanlagen mit lateraler Raphe an. Nach Van Tieghem (1908) I, sind die hängenden anatropen Samenanlagen mit lateraler Raphe charakteristisch für die ganze Familie der Caprifoliazeen. Vidal endlich beschreibt die Drehung der Samenanlage von Viburnum und Lonicera um 90°.

Gehen wir nun bei der Betrachtung der Embryosackentwicklung von der definitiven EMZ aus, so sehen wir, daß die Archesporzelle ohne Abtrennung einer sog. Schichtzelle zur EMZ wird. Diese Beobachtung machten Giger (1913) und Schnarf (1927) bei ihren Untersuchungen über Lonicera. Auch Jönsson (1879/80), Vesque (1878/79) und Guignard (1882) stellten bei verschiedenen Lonicera-Arten eine Archesporzelle, dagegen keine Deckzelle fest. Nach Dahlgren (1927) sind innerhalb der Untergruppe Lonicereae der Familie der Caprifoliaceae Nuzelli von gewöhnlichem „sympetalen" Typus vorhanden. Anders soll es sich dagegen bei Viburnum verhalten. Dahlgren hält es nicht für ausgeschlossen, daß die Gattung Viburnum Deckzellen besitzt. Er äußert sich hierüber wie folgt: „Für Viburnum opulus hat Asplund (1920 S. 28, Fußnote) nebenbei angegeben, daß sich Deckzellen entwickeln sollen. Ich selbst habe einige Viburnum-Arten untersucht und bei sämtlichen einen überraschend großen Nuzellus mit der EMZ von mehreren Zellenschichten umgeben (Fig. 23 b und d) beobachtet, was ja zweifelsohne für eine Deckzellbildung spricht. Indes ist es mir trotz dem Verbrauch meines ganzen fixierten Materials bis jetzt noch nicht gelungen, einen sicheren Beweis dafür zu erhalten. Ich konnte keine Teilungen finden; das Aussehen der Zellen in frühen Stadien ist ziemlich gleichartig. Fig. 23 a zeigt einen Nuzellus von Viburnum lantana, wo zwei EMZ vorhanden sind, von denen die eine (Deckzelle?) in Kontakt mit der äußersten Zellschicht liegt. Sowohl bei Viburnum lantana wie auch bei Viburnum opulus habe ich dagegen in den rudimentären Samenanlagen beobachtet, daß die EMZ nur mit einer einschichtigen Epidermis bekleidet ist (Fig. 23 a). Aus den Verhältnissen bei diesen reduzierten Bildungen läßt sich aber nicht auf die Organisation der fertilen Samenanlage schließen. Nebenbei mag hier hervorgehoben werden, daß die oft dichte Ansammlung steriler Samenanlagen einen leicht auf den Gedanken bringt, daß das sogen. „spezifisch leitende Gewebe" bei Adoxa moschatellina und Sambucus racemosa — in welchem Lagerberg (1909, S. 53 u. 72) Kerne im Synapsisstadium gefunden hat — sich vielleicht einmal als aus stark rudimentären Samenanlagen bestehend entpuppen wird. Ganz sicher sind Deckzellen bis jetzt nur bei den Plumbaginazeen und Cucurbitazeen festgestellt worden. Es scheint jedoch nicht ausgeschlossen, daß auch die Gattung Viburnum Deckzellen besitzt". Ganz im Gegensatz hierzu stehen die Ausführungen Hornes (1913—1922), aus denen zu ersehen ist, daß keine Schichtzellen bei Viburnum lantana und Viburnum opulus gebildet werden (Fig. 51). Zu dem gleichen Ergebnis kommen die von Horne zitierten Hooker und Thomson bei ihren Untersuchungen der Samenanlage von Viburnum tinus in ihren frühesten Stadien. Sie beschreiben eine EMZ, welche nur von einer einfachen Zellschicht eingeschlossen ist. Der Nuzellus entwickelt sich mehr oder weniger schräg und ist von verhältnismäßig schmalem Umfang.

Nach Jönsson (1881) ist für Lonicera eine Makrosporentetrade festgestellt worden, während Giger (1913) nur drei Makrosporen gesehen

haben will. Es kommt zur Bildung einer axilen Reihe von drei Tochterzellen. Über Diervilla liegen Untersuchungen in dieser Hinsicht nicht vor.

Die Chromosomenzahl beträgt nach Schürhoff bei allen Caprifoliazeen 18. Tischler (1931) fand für Lonicera Stabiana und alseuosmoides die Zahlen 9 und 18. In Bezug auf Antipodialverhältnisse sind die von Guignard (siehe bei Giger 1913) gemachten Beobachtungen bemerkenswert, demzufolge bei Lonicera die Antipodenzellen, oft schon vor der Befruchtung, degenerieren.

Wohl die ersten Mitteilungen über die Embryosackentwicklung sind von Hofmeister (1858) gemacht worden. Danach bleiben bei Viburnum lantana einige Zellen der „Kernwarze" als den Scheitel des Embryosackes deckende Kappe erhalten. Unter dieser Kappe sitzen 2—3 Keimbläschen mit breiten Basilarflächen an der Innenwand des Embryosacks. Ihnen gegenüber, dem stark verjüngten Chalazaende eingepreßt, finden sich ihre Antipoden, verhältnismäßig große Zellen. Im Mittelraum schwebt dessen „primärer Kern", umgeben von einer Ansammlung von Stärkekörnchen. Der Pollenschlauch trifft meistens sehr weit von der Ansatzfläche des untersten „Keimbläschens" auf die Außenwand des Embryosacks. Während nun die oberen „Keimbläschen" verschwinden, das untere eine feste Membran erhält, füllt sich der Embryosack rasch mit Endosperm, welches noch vor der ersten Querteilung des befruchteten „Keimbläschens" ein geschlossenes Gewebe darstellt.

Von Jönsson (1879/80), Guignard (1882) und Vesque (1878) liegen weitere Untersuchungen über die Embryosackentwicklung vor. So verläuft nach Jönsson die Entwicklung bei Lonicera Ledebourii völlig normal. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern. Auch bei Lonicera Standishii (Guignard) und Lonicera Caprifolium (Vesque) geht die Embryosackentwicklung nach dem Normaltyp vor sich.

Ausführlichere Angaben über die Verhältnisse in der reifen Samenanlage liegen bei Billings (1901) vor. Bei verschiedenen Arten von Viburnum, so bei Viburnum tinus, opulus und lantana wird der Fruchtknoten nicht ganz von der Samenanlage ausgefüllt. Nach der Befruchtung tritt ein rasches Wachstum des Fruchtknotens ein, zu gleicher Zeit aber ein geringes Wachstum der in demselben enthaltenen Samenanlage. Das Integument ist dicker und das Tapetum in der reifen Samenanlage gut abgegrenzt. Trotz Vorhandensein eines Gefäßbündels tritt kein Leitungs- oder Nährgewebe an der Chalaza auf. Das Integument tritt in Einzahl auf. Das Tapetum umschließt den Embryosack und läßt sich leicht von den umgebenden Integumentzellen durch eine Verschiedenheit seiner Größe und reicheren Inhalt unterscheiden. Die auflösende Tätigkeit beginnt gewöhnlich bald nach der Befruchtung, wahrscheinlich zugunsten des Endosperms. Die Antipoden nehmen bei den untersuchten Arten an der Entwicklung des Embryosacks keinen Anteil, denn sie werden von dem Endosperm aufgezehrt. Das Endosperm entwickelt sich in den meisten Fällen als eine peripherische Lage. Die Zellen sind einander gleich, können aber in der Nähe des Tapetums größeren Inhaltsreichtum zeigen.

Nach den Angaben von Eichinger (1907) zeigt der Fruchtknoten von Viburnum nach der Befruchtung ein außerordentlich starkes Wachstum, das ihn und die Fruchtknotenbildung beträchtlich in die Länge streckt. Die Samenanlage zeigt nur schwaches Wachstum, so daß sie zunächst in die verhältnismäßig sehr große Höhlung als winziger Körper hereinhängt. Später füllt sie jedoch als Same den ganzen Raum vollständig aus.

Die Endospermentwicklung ist von verschiedenen Forschern beschrieben worden. Eingehendere Untersuchungen hat Hegelmaier (1886) an Vi-

burnum lantana, opulus sowie Lonicera caprifolium, xylosteum und tatarica angestellt. Bei Lonicera caprifolium fand er anfangs im Embryosack einen plasmatischen Wandbelag mit Kernen und in späteren Stadien das Auftreten von zahlreichen Vakuolen in dem Plasmaschlauch. Er nimmt an, daß die Zellräume der Endospermzellen im wesentlichen aus den in dem Protoplasmaschlauche aufgetretenen Vakuolen ihren Ursprung nehmen, die Platten des Wandgerüstes in den trennenden Leisten des plasmatischen Maschenwerks durch Umwandlung eines Teils der Substanz derselben entstanden sind.

Nach Schürhoff erfolgt die Endospermbildung bei Lonicera Ledebourii, caprifolium, Viburnum lantana und opulus durch freie Kern- und Zellteilung.

Jönsson (1879/80) und Went (1887) stellten bei Lonicera Ledebourii nukleäres Endosperm fest. Went schreibt darüber folgendermaßen: „Ebenso bildet sich auch bei Lonicera, wenigstens bei der von mir untersuchten Lonicera Ledebourii ein einfacher Wandbelag von Kernen, die in der gewöhnlichen Art durch Zellhäute getrennt werden; von Protoplasmabrücken, in denen sich die Zellhäute bilden sollten, bemerkte ich nichts."

Nach Hofmeister (1858), der die Endospermentwicklung durch freie Zellbildung für die Familie der Caprifoliazeen angibt, füllt sich wie bei Viburnum so auch bei Lonicera der Embryosack schon mit Endosperm, bevor die erste Querteilung des befruchteten Eis stattgefunden hat. Bei Lonicera caprifolium bildet der Protoplast des Embryosacks vor der Eiteilung einen wandständigen Schlauch. Der Embryo bei Viburnum Tinus ist nach Hofmeister sehr klein. Diels (1913) berichtet über die durch Blattläuse bewirkten Änderungen in den Blütenverhältnissen von Lonicera periclymenum. Die Griffel bilden sich zum Teil zu Antheren aus, die Samenanlagen werden steril und bilden Haare und Drüsenhaare. Die Antheren werden zum Teil staminoid. Hiermit wären die für den weiblichen Haplonten vorliegenden Untersuchungen angeführt.

Über den männlichen Haplonten liegen nur sehr spärliche Mitteilungen vor. Es sind überhaupt keine Angaben über die ersten Entwicklungsstadien der PMZ gemacht worden. Welcher Typus bei der Teilung der PMZ vorliegt, ist ebenfalls von keiner Seite beschrieben. Lediglich fertige Tetraden und Pollen erwähnt Wille (1886) an einer Stelle. Weiterhin will er bei Lonicera coerulea überzählige Tetraden beobachtet haben, so nennt er einmal die Zahl 5, dann 6 und endlich 7. „Die junge Pollenmembran entsteht bei Viburnum opulus durch Neubildung, bei Lonicera coerulea wird die Pollenmembran durch Ablösung der innersten Membranlamelle der Spezialmutterzellen gebildet." Nach Schnarf besitzt der Pollen von Diervilla drei oder mehr Austrittsstellen in einem größten Kugelkreise. Am übereinstimmendsten finden sich in der Literatur wohl die Angaben über das Vorkommen eines Periplasmodiums. So berichtet Juel (1913), daß er bei Viburnum lantana L. kein Tapetenperiplasmodium, dagegen bei Lonicera Coerulea typische Periplasmodienbildung in den Pollensäcken beobachtet habe. Nach Schnarf werden die Zellen des Antherentapetums bei Lonicera und Viburnum amöboid. Schürhoff konnte sich auf Grund eigener Beobachtungen von dem Vorhandensein eines echten Periplasmodiums bei Lonicera überzeugen, dagegen bildet Diervilla rivularis kein Periplasmodium aus, so daß Schürhoff zu dem Ergebnis kommt, daß die Periplasmodienbildung bei den Lonicereae nur auf die Gattung Lonicera beschränkt ist.

Die für einen Vergleich mit den Caprifoliazeen in Betracht kommende zytologische Literatur über die Campanulazeen ist nur sehr gering, ganz zu schweigen von den wenigen Angaben über die Goodeni-

azeen, Stylidiazeen und Calycerazeen. Es kann daher nicht unsere Aufgabe sein, die letztgenannten Familien zum Vergleich heranzuziehen, und wir müssen uns deshalb fast ausschließlich darauf beschränken, die Campanulazeen den Caprifoliazeen einerseits und den Compositen andererseits gegenüber zu stellen. Über die männliche Haploidgeneration der Campanulazeen liegen einige Angaben von Barnes (1883) vor, aus denen im wesentlichen die Zweikernigkeit der Pollenkörner und das Fehlen eines Tapetenperiplasmodiums hervorgeht.

Über die weibliche Haploidgeneration von Campanula rotundifolia berichtet Balicka-Iwanowska (1899): „Die Embryosackentwicklung zeigt den normalen sympetalen Typus. Nach der Befruchtung entwickelt sich ein zelluläres Endosperm mit einem großen mikropylaren Haustorium und einem kleinen chalazalen. Die Antipoden sind stets einkernig und vergrößern sich nicht. Im chalazalen Haustorium ist nach kurzer Zeit kein Kern mehr zu erkennen, während das mikropylare Haustorium zwei außerordentlich große Kerne besitzt."

Die Entwicklung des Embryosacks sowie die Befruchtung von Campanula americana L. wurde von Barnes (1883) beschrieben, und schon Hofmeister (1859) hatte hier das mikropylare und chalazale Haustorium gesehen. Auch für Campanula medium waren schon von Hofmeister (1859) die Endospermhaustorien angegeben worden.

Über die Embryosackentwicklung verschiedener Lobelia-Arten liegen übereinstimmende Angaben vor von mehreren Autoren, so z. B. von Jönsson (1881) und Armand (1912). Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack aus der innersten der vier Makrosporen gebildet. Uns interessiert vor allem die Angabe von Billings (1901), daß das Endosperm von Lobelia Cliffordiana und Lobelia excelsa Mikropyl- und Chalaza-Haustorien besitzt.

Endlich werden noch für Glossocomia und Coconopsis Endosperm-Haustorien von Hofmeister (1859) angegeben.

Die Goodeniazeen schließen sich den Campanulazeen eng an. Von Billings (1901) wird für Scaevola attenuata und Scaevola Koenigii ein schwaches Mikropyl-Haustorium angegeben. Nach Brough (1927) sind bei Dampiera stricta R. Br. die Tapetenzellen zweikernig und degenerieren, ohne ein Plasmodium zu bilden. Die reifen Pollen sind zweikernig. Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinuzellat, das Archespor einzellig; es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die chalazale einen normalen Embryosack liefert. Das Endosperm bildet sich nach dem nukleären Typus, doch zeigen sich (wie aus Abb. 43 hervorgeht) die mikropylaren Zellen des Endosperms vergrößert, und ganz besonders bemerkenswert ist der sehr lange Suspensor, welcher vollkommen mit dem bei Campanula rotundifolia von Balicka-Iwanowska (1899) in Fig. 60 a abgebildeten übereinstimmt. Einen solch langen Suspensor finden wir niemals bei nukleärem Endosperm, er ist aber gerade charakteristisch für das zelluläre Endosperm in Verbindung mit einem mikropylaren Haustorium. Es kann daher die Möglichkeit bestehen, daß tatsächlich doch noch ein Mikropyl-Haustorium gebildet wird, oder aber, man kann annehmen, daß der lange Suspensor ein Relikt einer Anpassung an Endospermhaustorien ist.

Über die Haploidgeneration der Compositen liegt eine außerordentlich große Literatur vor, auf die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht im einzelnen eingegangen werden kann. Es sei daher auf die zusammenfassende Darstellung verwiesen, welche Schürhoff in seiner „Zytologie der Blütenpflanzen" (1926) gegeben hat. Es ist nur ganz summarisch hervorzuheben, daß die Compositen teils ein vielzelliges weibliches

Archespor, teils ein einzelliges anlegen. Bei den Arten mit vielzelligem Archespor entwickeln sich gewöhnlich mehrere Makrosporen weiter, doch gelangt im allgemeinen nur ein Embryosack zur Reife. Fast immer entwickelt sich von den vier Makrosporen nur die chalazale weiter und bildet entweder einen normalen achtkernigen Embryosack, oder aber es werden zum Aufbau des Embryosacks verschiedene Makrosporen derselben Tetrade verwendet, wodurch dann häufig 16 kernige Embryosäcke entstehen. Eine ganz besondere Mannigfaltigkeit zeigt das Verhalten der Antipoden. Viele Arten bilden 3 normale Antipoden aus, eine größere Anzahl zeigt eine bedeutende Vermehrung der Antipodenzellen bzw. der Antipodenkerne. Bei zahlreichen Arten liegt das Bestreben vor, die unterste Antipode als Haustorium auszubilden, und zwar kann dann dieses Haustorium einkernig sein oder zwei Kerne enthalten. Auch in dem letzteren Falle können wir verschiedene Typen unterscheiden, indem die Zweikernigkeit dieser Antipoden durch Verwendung der Kerne zweier Antipoden erreicht wird, so daß der Antipodenapparat nun aus zwei Zellen besteht, oder aber es tritt in allen drei Antipoden nachträglich eine Kernverdoppelung auf.

Fast immer finden wir bei der Ausbildung eines Antipodenhaustoriums, daß das Endosperm den zellulären Typus beibehalten hat. In einigen Fällen wächst auch eine der beiden Synergiden nach der Befruchtung zu einem Haustorium aus, doch findet dann keine Kernvermehrung statt. Das Endosperm ist bei der Mehrzahl der Compositen nach dem zellulären Typus gebildet, bei einigen tritt jedoch bereits der nukleäre Typus der Endospermbildung auf.

Die weibliche Haploidgeneration der Compositen zeigt also ein außerordentlich abwechslungsreiches Bild, wie wir es bei keiner anderen Familie finden. Nur in einer Beziehung zeigt gerade die Endospermentwicklung ein ganz eindeutiges Bild, indem nämlich niemals ein Endosperm mit mikropylarem und chalazalem Haustorium gebildet wird. Diese Tatsache erscheint direkt auffallend, einerseits wenn man die vielen Variationen in Erwägung zieht, die zur besseren Nahrungsherbeischaffung für das Endosperm ausgebildet werden und die zum Teil, wie die erwähnten Synergiden-Haustorien, bisher noch bei keiner anderen Familie festgestellt wurden; andererseits ist es sehr auffallend, daß die Compositen von dem Endosperm-Haustorien-Typus keinen Gebrauch machen, obwohl dieser Typus sehr häufig ist und gerade auf die Sympetalen beschränkt ist. Wir müssen daher annehmen, daß die Anlage zur Entwicklung eines Endosperm-Haustorien-Typus relativ früh entstanden ist und daher einen erheblichen genetischen Wert besitzt. Wir finden diesen Typus als Kennzeichen mehrerer Reihen und andererseits können wir ihn anderen Reihen gegenüberstellen, bei denen er überhaupt nicht vorkommt, sondern wo sich in der Ausbildung des Endosperms und seiner Hilfsorgane Variationen vorfinden, die vollkommen mit dem Entwicklungstypus der Compositen übereinstimmen. Eine solche Reihe ist — und zwar die einzige, die ihre Anlagen zur ähnlichen Vollkommenheit gebracht hat, wie die Compositen — die Reihe der Rubiales. Näheres hierüber wird bei der Diskussion der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zu erörtern sein.

Diervilla

Die nachstehenden Beobachtungen wurden an Diervilla japonica D. C., Diervilla coraeensis Thungb. D. C. und Diervilla florida (Bge.) S. et Z. (rosea) (Ldl.) Wahlb. gemacht; sie verhalten sich bei allen Pflanzen völlig gleich, so daß es genügt, sie im einzelnen an einer der drei zu beschreiben.

Die Makrosporengeneration.

Nach Angabe von Horne (1913—1922) sind bei Diervilla die Samenanlagen in jedem Fruchtknotenfach vielreihig. Die Samenanlagen treten in frühen Stadien als Ausbuchtungen der Plazenta hervor, wachsen ein kleines Stück in senkrechter Richtung, um bald eine Umbiegung zu machen, die für die Anatropie der Samenanlage bestimmend ist. Vor dieser Krümmung aber differenziert sich unterhalb der Epidermis eine besonders große Zelle heraus, die Archesporzelle, die stets in der Einzahl vorhanden ist. Ihre Weiterentwicklung bis zur definitiven Embryosackmutterzelle geht außerordentlich schnell vorwärts. Bald sind an der Nuzellusepidermis Erhöhungen zu beobachten, deren Ausgestaltung zu dem Integument schnelle Fortschritte macht. Indem nämlich der Nuzellus an Größe zunimmt, wächst von seinem Grunde, der Chalaza, aus rings um ihn das Integument empor, das schließlich an der Nuzellusspitze nur eine kleine Öffnung, die Mikropyle, freiläßt. Das Integument entsteht aus basalen Epidermiszellen längs einer ringförmigen Zone des Nuzellus, die nach Wachstum und anschließender perikliner Teilung die ersten Integumentzellen abspalten. Aus dem basalen Teil des jungen Nuzellus wird bei dessen Längsstreckung der Funikulus.

Bei Diervilla wird die Archesporzelle ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle, und es lassen sich in ihr Anzeichen für beginnende allotypische Teilungen feststellen (Fig. 1 u. Phot. 1).

Wenn dem Vorschlage von Asplund (1920) S. 29/30 gemäß je nach Vorhandensein oder Fehlen von Deckzellen zwischen krassinuzellatem und tenuinuzellatem Nuzellus unterschieden werden soll — die beiden Ausdrücke wurden bekanntlich von Van Tieghem (1898) in die embryologische Terminologie, freilich mit noch etwas anderer Bedeutung, eingeführt — so gehört im vorliegenden Falle der Nuzellus dem tenuinuzellaten Typus an, wohingegen ihm nach Dahlgrens (1927) ohne Zweifel treffenderer Definition die Benennung „syndermal" beigelegt werden müßte.

Etwa zu der Zeit, in der die Umbiegung der Samenanlage so weit fortgeschritten ist, daß der Nuzellus eine horizontale Lage eingenommen hat, läßt sich beobachten, wie der Kern der EMZ das Synapsisstadium, in welchem er besonders lange verharrt hatte, verläßt, wie dann weiter nach sehr schnellem Durchlaufen der anderen Teilungsphasen, sowie des Diakinesestadiums (Fig. 2 u. Photo 2) und des Dyadenstadiums (Fig. 3) noch bevor die Samenanlage völlig anatrop geworden ist, aus der betref-

fenden EMZ vier durch Zellwände von einander getrennte Makrosporen werden (Fig. 4). Nun wird die Umbiegung der Samenanlage beendet; das Integument ist jetzt so weit um den Nuzellus herumgewachsen, daß es an dessen Scheitel nur noch den engen Mikropylenkanal freiläßt. Übrigens vergrößern sich die plasmaarmen Epidermiszellen des Nuzellus bedeutend, auch kommen in ihnen perikline Teilungen vor. Hinsichtlich des Zeitpunktes der ersten EMZ-Teilungen konnte ich die Beobachtung machen, daß, bevor das Integument über den Nuzellus gewachsen war, sich gewöhnlich die EMZ geteilt hatte. Jedoch hatte ich mehrmals den Fall, daß sich die EMZ erst im Zustande der Synapsis oder der Diakinese befand, obgleich sich das Integument über dem Nuzellus geschlossen hatte.

Die aus der Makrosporenmutterzelle hervorgegangenen vier Makrosporen haben anfänglich ungefähr die gleiche Größe. Sehr bald nimmt aber die chalazale Makrospore an Länge und Breite stark zu, und gleichzeitig vergrößert sich der Kern. Die Ausbildung des Embryosacks verläuft somit nach dem von Palm (1915) skizzierten sogenannten „Normaltypus" der Angiospermen. Die restlichen Makrosporen der Tetrade beginnen nach kurzem Dasein zu degenerieren, wobei die unterste sich noch am längsten erhält (Fig. 5).

In der einkernigen Makrospore (Fig. 6) treten Vakuolen auf, die sich mit der Zeit ausdehnen und zu einer einzigen ineinanderfließen, wenn der Embryosack in den Zweikernzustand übergegangen ist, der sich gegenüber dem nur kurze Zeit bestehenden einkernigen Stadium verhältnismäßig lange erhält. Wenigstens fand ich ihn unter meinen Präparaten ziemlich häufig. Im zweikernigen Embrysack wandern die Tochterkerne, die Vakuole zwischen sich lassend, nach den beiden Polen zu und liegen sich schließlich, zur Längsrichtung des Embryosacks gesehen, gerade, bisweilen auch schräg gegenüber (Fig. 7).

Die degenerierenden restlichen Makrosporen der Tetrade sind jetzt noch gut wahrnehmbar, und zwar gewöhnlich etwas seitwärts am Scheitel des Embryosacks. Der Embryosack ist am weitesten etwa in der Mitte, an seinem oberen Ende ist er breit abgerundet, während er sich nach unten zu merklich verschmälert. Die Kerne sind wohl in Plasma eingebettet. Die Degeneration des Nuzellus ist bereits ziemlich weit fortgeschritten, im allgemeinen ist die Epidermis jedoch noch deutlich sichtbar, besonders erhält sich die Spitze.

Im sich anschließenden Vierkernstadium (Phot. 3) wächst der Embryosack erheblich im selben Maße, wie sich der vom Integument gebildete Hohlraum erweitert. Das eine Kernpaar nimmt seine Lage in ungefähr gleicher Höhe wenig oberhalb des chalazalen Endes des Embryosacks ein, das andere rückt nahe an dessen oberen Teil heran und liegt meistens etwas dichter nebeneinander als das untere Kernpaar. Die Überbleibsel des Nuzellus (tenuinuzellater Typus!) sind jetzt soweit zerstört, daß der Embryosack seitlich an das Integument heranreicht. Lediglich an der Basis restieren noch einige Nuzellarzellen, und über der Spitze des Embryosacks erhält sich noch merkwürdig gut der nur aus epidermalen Zellen bestehende Nuzellusscheitel.

Durch den nun folgenden dritten Kernteilungsschritt werden acht Kerne gebildet, von denen anfangs je vier an den entgegengesetzten Enden des Embryosacks beieinander liegen. Das Studium der Kernteilungen selbst gelang mir in meinen Präparaten nicht zu erhalten, da die Entwicklung vom vierkernigen Stadium bis zur vollendeten Zellbildung außerordentlich schnell verläuft.

Der ziemlich große Embryosack hat seine größte Breite etwas unterhalb der Mitte. Der Mikropylenkanal verläuft annähernd gerade und ist kurz.

Der fertige Embryosack ist arm an Zytoplasma, dessen Hauptmenge um die Polkerne vor und nach ihrer Verschmelzung angesammelt ist. Der weitaus größte Teil des Embryosacks wird von der zentralen Vakuole eingenommen (Fig. 8).

In den untersuchten jüngsten achtkernigen Embryosäcken war die Zellbildung bereits vollendet, und wie üblich, lagen am mikropylaren Ende die Zellen des Eiapparates mit dem oberen Polkern, im unteren die drei Antipoden und der untere Polkern.

Die Synergiden sind in der ersten Zeit nach ihrer Entstehung kleine isodiametrische Zellen, mit dichtem Zytoplasma angefüllt, ohne Vakuolen und mit ungefähr zentral angeordnetem Kern. Bald wird unterhalb des Kerns eine Vakuole angelegt, und nun beginnt die ganze Zelle vornehlich in der Längsrichtung schnell zu wachsen. In allen Synergidenzellen wird das Zytoplasma ziemlich kräftig chromophil und zeigt kurz vor der Befruchtung des Embryosacks faserige Struktur.

Die Eizelle ist etwas größer als die Synergiden, auch ist sie etwas weiter unten im Embryosack inseriert. Anfangs hat sie mit den jungen Synergiden große Ähnlichkeit, frühzeitig aber nimmt sie mit der Bildung einer Vakuole in ihrem oberen Teil die den Eizellen eigentümliche Struktur an; in ihrem breiteren, unteren Teile hat sich das Zytoplasma gesammelt und schließt den Kern ein.

Die Polkerne (Fig. 9) verschmelzen in der Nähe des Eiapparates vor der Befruchtung. Im empfängnisfähigen Embryosack hat der sekundäre Embryosackkern, auch primärer Endospermkern genannt (Fig. 10), beträchtliche Größe und enthält einen großen Nukleolus.

Wie vorhin schon erwähnt, besitzen in den von mir geschnittenen achtkernigen Embryosäcken die Antipoden gleich dem Eiapparat Zellwände. Anscheinend geht die Abgrenzung beider Kerngruppen durch Zellwände ziemlich gleichzeitig vor sich. Die Antipoden sind wie bei zahlreichen anderen Caprifoliazeengattungen gut ausgeprägt. Sie liegen in einer Reihe untereinander, und die unterste von ihnen ist etwas länger und reicht mit ihrem unteren dünneren Ende in die schmale Vertiefung des Embryosacks hinein. Die beiden übrigen sind mehr isodiametrisch und liegen meist übereinander am oberen Ende der chalazalen Antipode. Bisweilen treten Vakuolen in ihnen auf. Werden die Antipoden älter, so wird ihr Zytoplasma stärker chromophil, auch scheint die Chromatinmenge in ihren Kernen zuzunehmen. Des öfteren beobachtete ich in meinen Präparaten zweikernige Antipodenzellen, die infolge voraufgegangener Teilungen mehrkernig geworden waren. Die Antipodenzellen erhalten sich gewöhnlich bis zur Befruchtung, mit der einsetzenden Endospermbildung fangen sie indessen an zu degenerieren.

Die Entwicklung des Integumentes von seiner Anlage bis zur völligen Umschließung des Nuzellus und damit zur Bildung der Mikropyle wurde im wesentlichen bereits oben geschildert; das Integument selbst setzt sich aus drei Teilen zusammen, nämlich einer äußeren Epidermis, aus mehreren Lagen eines parenchymatischen Zwischengewebes und endlich zu innerst aus einer Schicht großer Zellen, die als Tapetum oder Mantelschicht bezeichnet wird. Sie bildet sich in der für die meisten Sympetalen charakteristischen Weise aus. Die Mantelschicht beginnt sich frühzeitig zu entwickeln. Ich fand sie bereits während des Dyadenstadiums des jungen Embryosacks wohl ausgebildet vor. Sie entsteht gleichzeitig auf der ganzen Länge des Embryosacks, erstreckt sich aber nicht

um den Mikropylenkanal und wird auch am Chalazalenende wenig ausgeprägt. Schon in dieser frühen Phase haben die Zellen radiäre Streckung erfahren. Im Verlaufe des fortschreitenden Wachstums des Embryosacks treten zahlreiche antikline Teilungen ein, weshalb man bei dem vierkernigen Embryosack (Phot. 3) eine bedeutende Verschmälerung der Schichtzellen feststellen kann. Später nehmen die Zellen eine mehr kubische Form an und strecken sich tangential. Es bestehen jedoch auch in älteren Stadien noch radial verlängerte, schmälere Zellen, eben jene, die gerade durch antikline Teilung aus einer Schichtzelle hervorgegangen sind.

Das Zytoplasma ist anfangs dem der benachbarten Zellreihen des Integuments ähnlich, nach kurzer Zeit aber wird es verdichtet und speichert stärker den Farbstoff. Die in Einzahl vorhandenen und nur einen Nukleolus führenden Kerne der Mantelschichtzellen sind größer und chromatinreicher als die Kerne der Nachbarzellen.

Die an den Embryosack grenzende Fläche der Mantelschicht ist, was ich durch Sudanfärbung und Schwefelsäurereaktion nachweisen konnte, von einer Kutikula überzogen, die schon während der zweikernigen Phase des Embryosacks auffällt. Sie wird offenbar im Verlaufe der Weiterbildung des Embryosacks noch verstärkt und ist in dessen empfängnisreifem Zustand noch wohl erhalten.

Die Untersuchung des Befruchtungsverlaufes war mit nicht unerheblichen Schwierigkeiten verknüpft und gestaltete sich äußerst zeitraubend. Wurden doch, um Befruchtungsstadien zu erhalten, weit über 100 Präparate hergestellt, teils von Fruchtknoten mit noch frischen Blütenblättern, teils von solchen, auf denen sich nur noch absterbende Kronblätter oder deren Reste befanden.

Nur in einem Falle gelang es mir, den Pollenschlauch eine Strecke weit zu verfolgen, leider war er so dunkel gefärbt, daß es unmöglich war, Einzelheiten seines Inhaltes zu erkennen. Nachdem er über das „Leitungsepithel" des Funikulus hingewachsen ist, füllt er den Winkel aus, der an der Verwachsungsstelle von Funikulus und Integument gebildet wird, und nimmt danach von hier seinen Weg längs der Integumentepidermis. Diese durchbricht er gerade über der Mikropyle und wächst dann durch den Mikropylenkanal bis zum Scheitel des Embryosacks. Der Pollenschlauch durchdringt nun den verschleimten Teil der Embryosackwand, ergießt seinen Inhalt in eine der Synergiden, die danach wie gewöhnlich der Zerstörung anheimfällt, und deren Plasma sich stark färbt.

Die unberührte Synergide beginnt jetzt zu degenerieren, und zwar macht sich dies zuerst bemerkbar in einem Zusammenschrumpfen und bald gänzlichem Verschwinden der Vakuole. In Verbindung damit wird die bisherige abgerundete Form aufgegeben, und es treten an beiden Enden scharfe Kanten hervor (Fig. 11). Schließlich schrumpft die ganze Synergide zusammen und überdauert die Befruchtung nur noch kurze Zeit. Der Kern bleibt verhältnismäßig lange als unregelmäßig geformtes und dunkel gefärbtes Gebilde sichtbar.

Der Schlauchkern erfährt allem Anschein nach eine so zeitige Degeneration, daß man von ihm nach dem Eintritt des Schlauches in die Synergide keinen erkennbaren Rest mehr entdecken kann.

Leider war es mir nicht möglich, die Verschmelzung der Spermakerne mit dem Eikern und primären Endospermkern direkt zu verfolgen. Zweifel an dem Bestehen einer normalen Doppelbefruchtung sind indessen insofern unnötig, als innerhalb der Caprifoliazeen die Doppelbefruchtung als feststehend gilt, und andererseits in dem am weitesten

vorgeschobenen Ende des Plasmastromes, der sich von der zerstörten Synergide aus dicht an der Eizelle vorbei bis zum sekundären Embryosackkern ergießt, nur ein Kern, der zweite Spermakern erkennbar wurde, während der erste offensichtlich bei der engen Berührung des Plasmastromes mit der Eizelle an letztere abgegeben worden war. Für eine tatsächlich stattgefundene Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern erhielt ich ferner den indirekten Beweis dadurch, daß ich während der Anaphase eines sich teilenden Endospermkerns mehr als 36 Chromosomen zählen konnte.

Nach erfolgter Befruchtung wächst der Embryosack alsbald zu beträchtlicher Größe heran. Bei genauerem Verfolgen der Endospermentwicklung macht man die Beobachtung, daß sich bereits zahlreiche Endospermkerne gebildet haben, bevor noch die Eizelle einen Ansatz zur Teilung gemacht hat. Der sekundäre Embryosackkern hat während seiner ersten Teilung seinen Platz in der oberen Hälfte des Embryosacks, meist nicht weit von der Eizelle entfernt. Die Teilung des reichlich vom Plasma — vermutlich in der Hauptsache einem Rest des Plasmastromes — umgebenen sekundären Embryosackkerns ist noch hinsichtlich der Stellung der Spindel von besonderem Interesse, die in der Längsrichtung des Embryosacks orientiert ist. Spindel und Platte sind sehr breit, letztere ließ leider in Bezug auf die Chromosomen keine Einzelheiten erkennen.

Die Bildung des Endosperms geht derart weiter, daß nach beendeter Teilung des sekundären Embryosackkernes (Fig. 12) einer der Tochterkerne in der dünnen wandständigen Zytoplasmaschicht nach dem chalazalen Pole des Embryosacks hinabwandert und der andere ungefähr an der Stelle des Mutterkerns zurückbleibt. Irgendeine Zellbildung tritt nicht in Erscheinung. Die nun folgenden Teilungen verlaufen anfänglich völlig simultan, und es werden auf diese Art in dem protoplasmatischen Wandbelag (Fig. 13) viele freie Kerne gebildet, während inmitten des Embryosacks eine zentrale Vakuole verbleibt. Man gewahrt nun bald um die Kerne der wandständigen Plasmaschicht herum größere Plasmaansammlungen, was auf bald erfolgende Zellbildung hindeuten dürfte. Wir haben hier also eine Endospermbildung nach dem nukleären Typ.

Nunmehr beginnt sich das Wandplasma durch äußerst zarte Wände in eine Schicht polygonal-tafelförmiger Zellen, chalazawärts vorschreitend zu teilen. Eine der Anlage der Zellwände vorausgehende, bei den Dikotylen im allgemeinen vorherrschende Differenzierung des um die Kerne gelagerten Zytoplasmas in radiale Strahlen macht sich nicht deutlich bemerkbar. Auf diese Weise wird die Umwandlung des anfangs nukleären Endosperms in einen zelligen Gewebekörper bewirkt.

Die Endospermzellen führen nur einen Kern, der in der Hauptmasse des geringen Zytoplasmas eingebettet liegt. Mehrkernige Endospermzellen habe ich nur gelegentlich entdecken können. Sie verdanken nach Schürhoff (1926) ihre Entstehung teils dem Umstande, daß eine Anzahl ursprünglich freier Endospermkerne in eine durch die Zellplattenanlage geschaffene Zelle eingeschlossen wird, teils demjenigen, daß auf älteren Stadien Wandbildung bei den Kernteilungen ausbleibt. Diese Kerne werden dann entweder durch nachträglich eingeschaltete Zellwände von einander getrennt, oder aber es kommt zu Kernverschmelzungen. Die aus der Verschmelzung hervorgegangenen Kerne zeichnen sich durch bedeutende Größe aus, auch die zugehörigen Zellen haben beträchtlich größere Ausmaße als solche, bei denen der Kern nicht durch Fusion entstanden ist. Bei bestimmten Arten treten derartige Kernverschmelzungen regelmäßig auf, bei anderen kommen sie nur manchmal vor.

Noch vor Eintritt der Zellbildung im protoplasmatischen Wandbelag konnte ich die beginnende Auflösung der Integumenttapetumzellen beobachten. Bis zur vollständigen Ausfüllung des Embryosacks mit endospermatischem Gewebe bestehen noch große Teile des Integumentes; bald danach jedoch dehnt sich das Endosperm langsam aus und verdrängt das Integument bis auf geringe Reste.

Das befruchtete Ei behält vorerst die abgerundete Form, es kennzeichnet sich durch einen großen Kern und dichtes, reichliches Plasma (Fig. 11).

Es dauert nun noch geraume Zeit, ehe sich das Ei zur Teilung anschickt. Inzwischen hat das Endosperm, wie oben erwähnt, schon einen großen Vorsprung in seiner Entwicklung gewonnen. Auf dem in Fig. 14 abgebildeten Stadium ist die erste Teilung des Eis erfolgt. Die Anlage der Zellwand geschieht transversal, und ehe diese noch völlig ausgebildet ist, findet in der Ebene dieser trennenden Wand von außen her eine geringe Einschnürung statt. Die der Mikropyle zunächst liegende Basalzelle vergrößert sich beträchtlich, und in ihrem Plasma kommen mehrere Vakuolen auf, von denen eine besonders groß wird. Diese Zelle erreicht auch bei vielen Vertretern anderer Familien bedeutende Größe. Manche Autoren, darunter Lagerberg (1909) sprechen ihr eine nutritive Funktion zu. Die zweite Teilung verläuft in der kleineren Spitzenzelle ebenfalls transversal; infolgedessen besteht jetzt der Vorkeim aus einer kurzen Reihe von drei Zellen. Durch weitere, hierauf folgende Querteilungen der jeweiligen Spitzenzelle in akropetaler Reihenfolge wird ein acht- bis zehnzelliger, sich nicht ganz symmetrisch entwickelnder Vorkeimfaden angelegt (Fig. 15). Die Basis des Vorkeims entspricht niemals der Endospermspitze, sondern liegt gewöhnlich um ein bis zwei Zellen tiefer.

Zu Anfang der Vorkeimbildung ist das Scheitelende des Embryosacks noch nicht mit festgefügtem Endospermzellgewebe angefüllt; für den auswachsenden Faden bleibt daher genügend Raum zur Entfaltung frei. Sobald der Proembryo etwa fünfteilig geworden ist, setzt die Zellbildung im Endosperm ein, das nunmehr den Vorkeim fest umschließt und seinem Weiterwachsen einen nicht unbeträchtlichen Widerstand entgegensetzt. Im Verlaufe der Fortentwicklung des Proembryo und der aus ihm hervorgehenden Elemente treten darum des öfteren unverkennbare Spuren eines unter mannigfaltigen mechanischen Hindernissen erfolgten Wachstums zu Tage. Oft ist es überhaupt nicht leicht, den Embryo von dem ihn umgebenden Endospermgewebe abzugrenzen.

Mitunter war Befruchtung der Eizelle eingetreten, ohne daß sich eine Endospermbildung geltend machte. In der Regel dagegen nahm die Entwicklung von Endosperm und Ei normalen Verlauf.

Sobald der Vorkeim acht- bis zehnzellig geworden ist, wird der eigentliche Embryo am Scheitelende des Vorkeims angelegt. Die am weitesten der Spitze genäherten Zellen nehmen ebenso wie ihre Kerne an Größe zu und teilen sich durch vertikale, transversale und schräge Wände. Auf diese Weise wird das Spitzenstück keulenförmig erweitert.

Durch den Befruchtungsvorgang werden außer den eben beschriebenen auch sonst noch mannigfache Veränderungen in der Samenanlage bewirkt. Da der Embryosack nach der Befruchtung in eine neue Wachstumsperiode eintritt, eine Vermehrung der Mantelschicht durch erneute Zellteilungen aber nur noch ganz selten vorkommt, wird deren notwendige Streckung nach und nach durch Verlängerung der Schichtzellen und in der Richtung der Längsachse erreicht. Bisweilen rücken die mehr oder weniger kubisch gestalteten Zellen ein beträchtliches Stück voneinander ab. Sobald jedoch die Endospermbildung einsetzt, verschwindet die Man-

telschicht sehr schnell, die Zellen werden vakuolisiert und fallen bald gänzlich zusammen. Noch vor Eintritt der Zellbildung in dem die Endospermkerne führenden protoplasmatischen Wandbelag war die Mantelschicht vollständig geschwunden. Der Veränderungen des Integuments wurde im übrigen bei der Behandlung des Endosperms Erwähnung getan. Verschiedentlich konnte ich die Beobachtung machen, daß die Mantelschicht noch besser erhalten war als die an sie grenzenden anderen Integumentzellen.

Noch kurz mag das Verhalten der Antipoden nach der Befruchtung erwähnt werden. Wie bei der Mehrzahl der Caprifoliazeen überdauern in unserem Falle die Antipodenzellen in der Regel die Befruchtung nicht lange. Sie werden während der ersten Teilungen der Endospermkerne recht schnell zusammengedrückt, nachdem sie allem Anschein nach ihr Material an das Endosperm abgegeben haben, welches es an den Embryo weiterleitet. Nicht selten aber habe ich in Degeneration befindliche Antipoden im Embryosack schon dann vorgefunden, wenn die Befruchtung noch gar nicht stattgefunden hatte (Fig. 8).

Endlich müssen wir unser Augenmerk noch auf eine Gruppe von Zellen richten, die um die Zeit der Befruchtung als eine besonders differenzierte Gewebepartie auffällt. Wenn der Embryosack befruchtungsreif geworden ist, beginnt in der Chalazaregion unmittelbar unterhalb des Embryosacks ein kleiner Verband von Zellen eine von der Umgebung abweichende Struktur anzunehmen. Die Zellen des ganzen Komplexes werden allmählich kleiner und sehr plasmaarm, wobei die Kerne unverändert bleiben. Die Wände erfahren eine geringfügige Verdickung und sind bei einem kleinen Teil der Zellen verholzt. Dieses Gewebe erinnert infolge seiner Lage und Struktur an die von Van Tieghem (1901) l an verschiedenen Pflanzen beschriebene „Hypostase" und soll hier demgemäß mit demselben Namen belegt werden. Die ganze Zellgruppe wird zerdrückt, ehe das Endosperm seine Entwicklung zu Ende geführt hat. Da die Wände indessen sehr resistent sind, läßt sich das betreffende Gewebe noch lange als eine Masse mit faden- bzw. netzähnlicher Struktur wahrnehmen.

Nach Van Tieghem (1903) liegt bekanntlich der Zweck der Hypostase darin, das Hinunterwachsen des Embryosacks in die Chalaza zu verhindern, was nach meinen Beobachtungen für Diervilla zutreffen dürfte. Die Entscheidung darüber jedoch, ob, wie Hakansson (1923) behauptet, die Hypostase als Organ für die Zufuhr der Nährstoffe diene, „indem die Nahrung unbehindert, ohne von zusammengesunkenen und degenerierten Zellen gestört zu werden, von dem chalazalen Ende des Gefäßstranges in den Embryosack (das Endosperm) einströmen kann," muß offen gelassen werden.

Die Mikrosporengeneration.

Die Staubblätter werden früher angelegt und fertig ausgebildet als die Organe des Gynäzeums. Während sich in der auswachsenden Samenanlage noch das sporogene Gewebe, aus dem nachher die EMZ hervorgehen, absondert, haben die PMZ (Pollenmutterzellen) bereits das Stadium der Synapsis erreicht, und zur Zeit des Dyadenstadiums des Embryosacks finden wir in den Antheren schon fertige Pollenkörner vor.

Die PMZ sind nach außen von vier verschiedenartigen Zellenschichten umgeben, die mit Ausnahme der Epidermis in dem Archespor ihren Ur-

sprung haben. Die beiden äußeren Zellagen, die Epidermis und das künftige Endothecium, die subepidermale Faserschicht, sind einander noch fast gleichartig. Ihre Zellen sind in tangentialer Richtung gestreckt, und ihr Plasmagehalt ist gering. Ebenso plasmaarm ist die dritte, später verdrängte Wandschicht, deren Zellen tangential stark abgeplattet sind und demzufolge gestreckte, zylindrisch geformte Kerne besitzen. Die Zellen der innersten Schicht übernehmen die Rolle eines Tapetums, sie sind zwar etwas kleiner als die PMZ, im übrigen aber ihnen sehr ähnlich, sie führen reichlich Plasma ohne Vakuolen und große Kerne, in denen bei guter Färbung ein lockeres Chromatingerüst und ein kleines Kernkörperchen ersichtlich ist. In einem fortgeschritteneren Stadium ist die Verdrängung der dem Tapetum nächst äußeren abgeplatteten Schicht, ohne daß in ihr Anzeichen für eine speziell nutritive Funktion zu bemerken waren, inzwischen so weit gediehen, daß fast nur noch die desorganisierten Kerne ins Auge fallen.

Fig. 17 zeigt die PMZ gerade in der Synapsis. Die Zellen haben ihren Umfang vergrößert; dementsprechend hat sich auch die herumgelagerte Tapetenschicht ausgedehnt. Das geschieht dadurch, daß die Tapetenzellen, ohne eine Zellteilung vorzunehmen, ihr Volumen vergrößern. Indessen treten meistenteils Kernteilungen ein, sodaß man schon im Synapsisstadium der PMZ zweikernige Tapetenzellen vorfindet. Beschäftigen wir uns zunächst mit den Tapetenzellen weiter, so sehen wir, daß diese etwa nach vollendeter Tetradenteilung der PM-Zellen ihre kräftigste Ausbildung erreicht haben. Die Zellen der Tapete sind während dieser Phase etwa isodiametrisch und mit stark färbbarem Plasma dicht angefüllt. Die Kerne sind auffallend groß geworden, und ihr Chromatin hat sich in eine nahezu undurchsichtige, kompakte Masse verwandelt, die Farbstoffe sehr intensiv speichert. Im Verlaufe der folgenden Entwicklung werden die Tapetenzellen abgeflacht und während jetzt die Faserschicht mit der Verdickung der Wände anfängt, sind sie noch ziemlich inhaltsreich; erst etwa zu dem Zeitpunkt, wo die Scheidewand zwischen den beiden Thekeu aufgebrochen war, fand ich die Tapetenzellen mit noch gut erhaltenen Zellwänden größtenteils leer, und wenig später, im Stadium der Pollenreife, waren sie vollständig resorbiert. Es findet somit keine Periplasmodiumbildung statt.

Im Ruhezustand oder in frühzeitiger Prophase ist das Chromatin des Kerns junger PMZ fein verteilt und durch feine Lininfäden miteinander verbunden. Ist die Entwicklung etwas weiter fortgeschritten, so tritt das Netzwerk noch deutlicher hervor. Dem großen Kern ist nahe seiner Wandung ein relativ kleines Kernkörperchen eingelagert, das durch Hämatoxylin kräftig gefärbt wird. Eine paarweise Anordnung der Fäden tritt in den präsynaptischen Stadien wenig deutlich in Erscheinung. Die Fig. 18 zeigt eine etwas spätere Phase; anscheinend findet hier bereits Verschmelzung der dünnen Lininfäden statt, ein Übergang also vom Leptonema- in das Zygonemastadium, das die Synapsis einleitet. Wie aus der Zeichnung hervorgeht, kann man in diesem späten Stadium eine paarige Anordnung der Lininfäden wahrnehmen. In dem wichtigen Zustand der Synapsis (Fig. 16), der wie üblich ziemlich lange andauert, sind die Fäden bestrebt, weiter miteinander zu dickeren, das Pachynema-Stadium verkörpernden Fäden zu verschmelzen und einen dichten Knäuel zu bilden, der sich mitsamt dem Kernkörperchen fest zusammengeballt einer Seite der Kernwand anlegt. Die hierdurch bewirkte Exzentrizität der Kerne ist völlig willkürlich, und es besteht hinsichtlich der Lage des Synapsisknäuels zwischen den einzelnen PMZ keine Einheitlichkeit. Die Entwicklung sämtlicher PMZ hält innerhalb ein- und desselben Antheren-

faches gleichen Schritt. Die Entwirrung des Synapsisknotens kann sehr deutlich verfolgt werden. In Fig. 19 ist ein Stadium festgehalten, welches die Auflockerung des Pachynemas darstellt und die frei gewordenen Schlingen schön hervortreten läßt.

Binnen kurzem wird das Spirem erreicht (Fig. 20), das den Kern mit einem gleichmäßig verteilten Fadensystem ausfüllt, innerhalb dessen noch das Kernkörperchen ersichtlich ist.

Die Weiterentwicklung vom Spirem bis zur Diakinese nimmt einen außerordentlich raschen Verlauf. In Fig. 21 ist ein solches kurz vor der Diakinese liegendes Stadium abgebildet. Die Paare verteilen sich nun, nachdem sie einen bestimmten Grad der Verkürzung und Verdickung erlangt haben, an der Kernwand, wodurch das für die beginnende heterotypische Teilung charakteristische Stadium der Diakinese zustande kommt, welches Fig. 22 veranschaulichen soll.

Dieser Zustand ist gut zur Feststellung der Chromosomenzahl geeignet, es lassen sich 18 Chromosomenpaare oder Gemini zählen. Das Kernkörperchen zeigt noch eine starke Färbung. Die Gemini sind verhältnismäßig dick und kurz. Mitunter ist das Gefüge der Doppelchromosomen etwas gelockert, die Einzelchromosomen zeigen dann das Bestreben, sich voneinander zu lösen und bilden dann zum Teil X-, Y-, V-förmige Figuren. Inzwischen haben sich die anfänglich kantigen PMZ stark abgerundet, und die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen haben sich bedeutend vergrößert.

Nun setzt die erste der beiden allotypischen Kernteilungen, die heterotypische- oder Reduktionsteilung ein. Kernwandung und Kernkörperchen sind nicht mehr wahrzunehmen. Die von den Spindelfasern erfaßten Chromosomenpaare ordnen sich dicht zusammengedrängt zur Kernplatte, in der sich, wie Fig. 23 beweist, keine Einzelheiten erkennen lassen.

Die Phase der Kernplatte dauert ziemlich lange an im Vergleich zur nachfolgenden, in Fig. 24/25 festgehaltenen Anaphase, in deren Verlaufe jedes Glied eines Chromosomenpaares von den Spindelfasern nach den entgegengesetzten Polen hingezogen, und wobei eine völlige Trennung der Doppelchromosomen erreicht wird. Die in der Prophase der Reduktionsteilung angelegte Längsspaltung der Einzelchromosomen wird in der Anaphase der heterotypischen Teilung deutlich, indem die Längshälften häufig auseinander gespreizt werden und dadurch V-förmige Figuren bilden. Nachdem die Einzelchromosomen bei ihrer Wanderung die Pole erreicht haben, rücken sie zunächst so dicht zusammen, daß sie im gefärbten Präparat an beiden Polen nur als klumpige Zusammenballungen erscheinen. Damit ist die Anlage der Tochterkerne eingeleitet, bei denen es sich nicht um die Ausbildung völliger „Ruhe"-Kerne handelt. Es tritt jetzt eine gewisse Auflockerung der zusammengeballten Chromosomen ein. Dieses zwischen heterotypischer und homoiotypischer Teilung liegende Stadium der Interkinese (Fig. 26) charakterisiert sich dadurch, daß im Gegensatz zu einer normalen Prophase keine neue Längsspaltung der Chromosomen vorgenommen wird, sondern die Längsspaltung aus der Prophase der heterotypischen Teilung die Tochterchromosomen liefert.

Während dieses nur kurze Zeit andauernden Stadiums läßt sich wiederum eine Zählung der Chromosomen vornehmen. Auch hier konnte ich bis 18 Chromosomen wahrnehmen, wodurch sich die Haploidzahl 18 bestätigt. Wenngleich bei dem mir vorliegenden Material die Zählung der Chromosomen keine allzu großen Schwierigkeiten machte, so scheint sie bei den Caprifoliazeen im allgemeinen nicht ganz leicht zu sein. We-

nigstens liegen nur von wenigen Vertretern dieser Familie Chromosomenzählungen vor.

Die nachfolgende homoiotypische Teilung bietet an sich weiter keine Besonderheiten. Die beiden interkinetischen Kerne teilen sich gleichzeitig. Fig. 27 stellt eine Metaphase der zweiten allotypischen Teilung dar, wobei die Chromosomen wieder dicht in der Kernplatte zusammengerückt sind. Das geringere Größenverhältnis der homoiotypischen Kernplatte gegenüber der heterotypischen wird dadurch erklärt, daß die Chromosomen der homoiotypischen Metaphase dünner sind als die der heterotypischen, die ja in Wirklichkeit Doppelchromosomen sind. Die Spindeln sind recht schlank, ich traf sie in der Regel parallel angeordnet, selten so, daß die Teilungsebenen schief oder auch senkrecht zueinander lagen.

Während der Telophase werden nun die Tetradenkerne konstituiert. Anfänglich bildet jeder Kern einen dicht zusammengeballten Chromosomenkomplex (Fig. 28), der aber im Verlaufe des Übergangs zum Ruhekern eine Auflockerung erfährt. Die Kerne lagern sich stets in Form eines Tetraeders, dagegen tritt keineswegs der Modus in Erscheinung, daß sich sämtliche Kerne auf ein- und dieselbe Ebene einstellen, wie das sonst häufig vorkommt und schon von Mottier (1897) an der Pollentetrade von Podophyllum beobachtet worden ist.

Das Zytoplasma hatte während der Kernteilungen weiter keine Veränderungen durchgemacht, es hat bis zur Beendigung der Kernteilungen einen netz- oder schaumartigen Bau, in dem kleine Vakuolen eingebettet sind. Erst nach Bildung der Tetradenkerne schwinden die Eigenstrukturen, das Plasma wird ganz homogen. Die Zellwand erfährt gegen Ende der Kernteilungen eine nicht unbeträchtliche Verdickung, häufig findet auch eine Verwachsung bzw. Verquellung der Wandungen nebeneinanderliegender PMZ statt.

Die Tetradenteilung geht nach dem simultanen Modus vor sich, im Gegensatz zu dem z. B. bei den Monokotylen fast allgemeinen sukzedanen Typus werden vier freie Kerne gebildet. Wie gewöhnlich treten nach Beendigung der beiden meiotischen Teilungen kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen den Kernen auf, es wird jedoch in diesen bald verschwindenden Fäden keine Zellplatte angelegt, sondern die Zellwand entsteht nach dem sogenannten „Furchungsschema", wobei von außen her die Wandschicht der PM-Zellen zentripetal einwächst, bis dadurch die einzelnen Pollenkörner aus dem Tetradenverband abgegrenzt sind (Fig. 29). (Fig. 30 Pollentetrade, Beginn der Furchung), (Fig. 31 die Pollen beinahe schon isoliert.) Die Bildung der Pollenkörner verläuft also bei Diervilla in der von Yamaha (1926/27) für Sambucus geschilderten Weise und steht dadurch in keinem Widerspruch zu der Vermutung dieses Forschers, daß nämlich die Pollenzellbildung in der ganzen Reihe der Caprifoliazeen gleichartig durch „furrowing" und nicht durch Phragnoplastenbildung erfolgt.

Wenngleich schon Guignard (1898) und ebenso Andrews (1901) für Magnolia eine Bildung der Pollentetrade nach dem Furchungsschema beschrieben hatten, so wurde doch noch bis vor wenigen Jahren die Theorie aufrecht erhalten, nach der die Zellwände während der simultanen Teilung der PM-Zelle durch die Phragmoplasten angelegt werden. Es ist darum ein Verdienst von C. H. Farr (1918) in einer Arbeit „Cell divisions by furrowing in Magnolia" auf diesen bisher wenig beachteten Teilungsvorgang nach dem Furchungsschema aufmerksam gemacht zu haben. „Furrowing" ist eingehend von ihm an Nicotiana, Primula, Helianthus und anderen Dikotyledonen, weiter 1922 bei Nelumbo geschildert worden, wobei er im letzteren Falle noch zeigte, daß der „hineinwachsende

Teil der Pollenmutterzellwand große Ähnlichkeit mit einer Zellplatte haben kann". Auffällig ist es übrigens, daß von Farr für Primula dieser Teilungsmodus angegeben wird, während man in den Abhandlungen von Digby (1912) und Dahlgren (1916) eine Mitteilung über Fehlen oder Vorhandensein einer Zellplatte vermißt. Schürhoff sieht dieses „furrowing" als eine Progression an, die nicht allein bei der simultanen Teilung eintritt; war es doch gerade Guignard (1898), der bei der sukzedanen Tetradenteilung von Magnolia auf den Teilungsvorgang nach dem Furchungsschema aufmerksam gemacht hatte. Schürhoff kommt daher weiter zu dem Schluß, daß diese Progression „sowohl bei der sukzedanen als der simultanen Tetradenteilung neu erworben werden kann, sie ist also demnach jünger als die Festlegung der simultanen bzw. sukzedanen Tetradenteilung für die einzelnen Pflanzenfamilien". Dieser Modus der zentripetal fortschreitenden Aufteilung der Pollenmutterzellen findet sich sicherlich bei vielen Pflanzen, für die man bisher Zellplattenbildung durch Phragmoplasten annahm. Als Beispiel für diese Vermutung sei Melandryum in Erwähnung gebracht, für welche Pflanze Strasburger (1910) ein ziemlich weit vorgeschrittenes Phragmoplastenschema zeichnet, während Schürhoff (1925) für Melandryum den Furchungstyp nachwies. Dieser Teilungsvorgang ist heute bei vielen Angiospermen bekannt. Literatur hierüber findet sich bei Farr (1922), Tischler (1921–1922, Bd. 2), ferner bei Schürhoff (1926, S. 246—48).

Nachdem sich inzwischen die jungen Mikrosporen voneinander gesondert haben, werden sie noch eine Weile zu je vieren von der PMZ-Wand eingeschlossen und bewahren zunächst ihre kugeltetraedische Form (Fig. 31/32). Dabei nehmen die Pollenkörner beträchtlich an Größe zu. Dadurch wird die sie zusammenhaltende Wand gesprengt und den einzelnen Pollen wird es ermöglicht, sich voneinander zu entfernen. Damit ist die Pollenbildung in einen gewissen Ruhestand eingetreten, wobei das einkernige Pollenkorn eine mehr oder weniger isodiametrische Form erhalten hat.

Die Weiterbildung des Pollens geht nach dem Nägelischen Typus vor sich, bei dem die Membran der Pollenkörner durch eine vollständige Neubildung angelegt und von Wille (1886) als allgemeingültig angesehen wird. Das Pollenkorn gibt zunächst die Regelmäßigkeit der Umrisse auf, dann aber erhält es allmählich unter fortschreitendem Wachstum eine ellipsoide Form. Noch im einkernigen Zustande lagert sich der Pollenmembran die anfänglich kaum sichtbare Exine auf. Sie wird als drei von den beiden Polen des Pollenkorns ausgehende und zwischen diesen verlaufende Felder ausgebildet, die ganz schmale, unverdickte und auf dem Querschnittsbilde als Einschnitte erscheinende Streifen zwischen sich lassen (Fig. 33). Die Verdickung bekommt allmählich Eigenstruktur, die, zunächst als feine Schraffierung angedeutet, vermutlich durch viele feine, dichtstehende Wärzchen verschiedener Größe hervorgerufen wird. In der äquatorialen Zone erfährt die Intine eine gürtelartige Anschwellung, unverdickt bleiben an dieser Stelle nur die von der Exine freigelassenen Streifen. Hier bemerkt man dann, noch ehe der primäre Kern sich geteilt hat, je eine kleine höckerartige Ausstülpung. In jede dieser Ausstülpungen mündet eine der drei gegen den Polleninnenraum vorstoßenden und in der Ebene des Äquators gelegenen Gänge. Diese sind Leitungsbahnen für die bei einem Auswachsen des Pollenschlauches auswandernden Kerne, während durch die Höcker die Austrittspunkte der Pollenschläuche markiert werden.

Der primäre Kern liegt ursprünglich mitten im Pollenkorn (Fig. 34); um ihn herum hat sich die Hauptmasse des Zytoplasmas zusammenge-

zogen, und es fällt jetzt an den beiden polaren Enden je eine Vakuole auf, die aus mehreren kleineren entstanden ist. Vor der Teilung wandert der Kern nach dem einen Pol zu bis nahe an die Membran heran (Fig. 35): dabei wird der größte Teil des Pollenplasmas vom Kern mitgezogen, was zur Folge hat, daß die kernlose Hälfte sehr stark vakuolisiert wird. Wenn der Primärkern in die Nähe des Pols gelangt ist, hat er mit einem größten Durchmesser von ca. 5 μ seine größten Ausmaße erreicht.

Alsbald schickt er sich zur Teilung an, die offenbar nach der von Wefelscheid (1911) und Elfving (1879) beschriebenen Weise verläuft und daher hier keiner ausführlicheren Schilderung bedarf. Die vegetative Zelle ist durch eine mehr oder weniger konvexe Scheidewand von Hautplasma von der großen Zelle getrennt. Ihr Kern und dessen Kernkörperchen sind konstant kleiner als dieselben Teile in der großen Zelle. Bald löst sich die vegetative Zelle von der Intine ab. Der meist runde, vegetative Tochterkern erreicht beträchtlichen Umfang und ist mit einem großen sphärischen Nukleolus versehen; der generative Kern hingegen ist nur klein, etwas länglich und mit einem wesentlich kleineren, meist gar nicht sichtbaren Kernkörperchen ausgestattet. Der vegetative Kern erweist sich als sehr inhaltsarm und läßt sich mit Hämatoxylin weniger gut färben. Im generativen hingegen wird das Chromatin sehr dicht gespeichert und dadurch der Farbstoff intensiv festgehalten (Fig. 36).

Da mit der Eisenhämatoxylinfärbung eine Differenzierung in dem der Reife entgegengehenden Pollenkorn verhältnismäßig schwierig zu erzielen war, wurden Versuche mit anderen Tinktionsmethoden gemacht, wobei Färbungen mit Safranin-Anilinblau gute Resultate ergaben.

Während des zweizelligen Zustandes des Pollens hat der vegetative Kern das Bestreben, von der generativen Zelle abzurücken. Dabei wandert er unter Aufgabe seiner regelmäßigen, abgerundeten Form in die äquatoriale Zone und bleibt vielfach hier liegen, meist gelangt er indessen mehr oder weniger weit in die polare Hälfte der vegetativen Zelle hinein, unter Wiederannahme der kugeligen Gestalt. Damit dürfte der Kern seine Ruhelage erreicht haben, die er vor dem Auskeimen des Pollenkorns kaum mehr verändert. Während dieser Phase hebt er sich allerdings nur noch wenig vom Zellplasma ab, weshalb es oft schwierig ist, ihn überhaupt noch aufzufinden. Ein Kernkörperchen ist demgemäß auch nicht mehr wahrnehmbar.

Die Pollenbildung geht dann derart weiter, daß, bevor noch die generative Zelle ihren Zusammenhang mit der Pollenwand gänzlich aufgegeben hat, allmählich eine Auflösung der die beiden Zellen trennenden Hautschichten und damit eine Verschmelzung der Protoplasten stattfindet. Der etwas in die Länge gestreckte Kern bleibt noch von geringen Resten des generativen Plasmas umschlossen und tritt, ohne den Abstand von der Pollenwand stark vermehrt zu haben, in Teilung ein, bei welcher es nur zur Anlage eines schwachen Phragmoplasten kommt. Bemerkenswert ist das Fehlen einer Zellplatte. Nach beendeter Teilung ist jeder Kern zunächst noch von wenig Eigenplasma umgeben, das nach dem Auseinanderweichen der Spermakerne ganz verschwindet.

Die nunmehr nackt im Pollenplasma liegenden Kerne sind sichelförmig in die Länge gezogen und laufen in fein zugespitzte Enden aus. Sie zeigen schon während der Anaphase das Bestreben, sich in die Länge zu strecken, und zwar in der Richtung der Spindelachse; hierdurch kommt die gestreckte Form der Spermakerne zustande, während bekanntlich sonst bei Teilungen die Tochterkerne den größten Durchmesser in der Richtung senkrecht zur Spindel besitzen. Das Chromatin färbt sich kräftig und nimmt den ganzen Kernraum ein, weswegen ein Nukleolus nicht

zu bemerken ist. In dem vollständig ausgereiften, dreikernigen Pollenkorn (Fig. 37) trifft man beide Spermakerne — die konvexe Seite nach außen gekehrt — gewöhnlich an dessen Peripherie in Äquatornähe beiderseits einer der drei Austrittsöffnungen des Pollenschlauches an.

Innerhalb der Familie der Caprifoliazeen schreibt man heute den Angehörigen der Familie allgemein dreikernige Pollen zu.

Die Spermakerne liegen infolge des frühzeitigen Schwindens der generativen Zelle, wie bereits geschildert, ganz nackt und frei im Pollenplasma. In diesem völligen Fehlen eines Eigenplasmas der Spermakerne finden Strasburger (1884) und nach ihm auch noch zahlreiche andere Forscher Belege für die Ansicht, daß dem Zytoplasma der generativen Zelle keinerlei befruchtende Eigenschaften zukommen, und daß also bei der Befruchtung der Kern alleiniger Träger der Erbeinheiten ist.

Lonicera.

Nachstehende Ausführungen sind das Resultat eingehender Beobachtungen, die an Lonicera orientalis Lam., Lonicera sempervirens, Lonicera dioica L., Lonicera dwerstfolia, Lonicera alseuosmoides und Lonicera periclymenum gemacht wurden; sie verhalten sich bei den genannten Pflanzen ebenfalls völlig gleich, so daß es auch hier wieder genügt, sie im einzelnen an einer der sechs zu beschreiben.

Die Makrosporengeneration.

Die Anlage und Ausbildung des Gynäceums erfolgen bedeutend später und langsamer als diejenige des Androeceums.

Der keulenförmige Höcker, der gewöhnlich etwas über der halben Höhe des Faches an der Plazenta sitzt, wird bald durch das stärkere Längenwachstum seines Stieles, des Funikulus, hängend. Zugleich vergrößert sich an dem rundlichen Scheitel eine subepidermale Zelle und es beginnt die Entwicklung des Embryosacks, die in der für die meisten Angiospermen typischen Weise verläuft. Die subepidermale große Zelle, die sich bald auch durch ihren Plasmareichtum und einen größeren Kern auszeichnet, ist die Archesporzelle oder Urmutterzelle des Embryosacks. Der Kern, der fast die ganze Zelle einnimmt, besitzt ein großes Kernkörperchen, und die chromatische Substanz ist in verschieden großen Körnchen an die Kernmembran gelagert. Während die Archesporzelle auf Kosten der umliegenden Zellen namentlich an Länge zunimmt, wird die ursprünglich orthotrope Samenanlage durch stärkeres Wachstum der äußeren Gewebspartien nach innen gekrümmt, d. h. anatrop und sein Scheitel so nach oben gerichtet. Zu gleicher Zeit beginnt sich in Form eines 4—5 Schichten breiten Wulstes rings um die Archesporzelle das einzige Integument zu bilden. Wie bei allen bisher untersuchten Caprifoliazeen wird auch bei Lonicera die Archesporzelle ohne Abtrennung einer sog. Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle. Sie streckt sich immer mehr, ihr Plasma bleibt gleichwohl dicht, der Kern nimmt aber nicht mehr an Größe zu. Ausgewachsen zeigt die EMZ eine länglich eiförmige

Gestalt und der große Kern ist am oberen Ende gelagert. Sie ist von dem stets nur einschichtigen Nuzellus umgeben (Fig. 1).

Das Stadium, wo sich der Kern der Embryosackmutterzelle in Ruhe befindet, dauert ziemlich lange an. In dieser Zeit wächst die Zelle und wird oval. Im großen, am oberen Ende gelegenen Kerne befindet sich ein mäßig großer Nukleolus. Das Plasma der Zelle ist fein verteilt und verändert sich während aller Teilungsphasen des Kernes und aller gleichzeitig eintretenden Formveränderungen der Zelle bezüglich seiner Gleichmäßigkeit nicht. Die Normaltendenz der Gestaltungsveränderung der Embryosackmutterzelle ist die, daß sie allmählich von der polygonalen Form über eine ovale in eine meist keulenförmige übergeht.

In den jetzt folgenden präsynaptischen Stadien durchzieht die Kernhöhle ein feines Liningerüst; auf denen sind die Chromatinbestandteile sichtbar. Die Hauptfäden münden in den an die Kernwand sich anschmiegenden Nukleolus, der stark gefärbt ist.

Von den nun sich anschließenden verschiedenen synaptischen Stadien bringe ich in Fig. 1 die Synapsis auf ihrem Höhepunkt. Um den Nukleolus bilden sich alle Chromatinbestandteile in formlosen Klümpchen und Fadenstückchen. Bis zur Entwirrung dieser nimmt die Embryosackmutterzelle häufig eine keulenförmige Gestalt an. In einem späteren Synapsisstadium begann sich dann das Knäuel zu entwirren, ohne daß ein deutliches Hervortreten von Chromosomen zu beobachten gewesen wäre.

In Fig. 2 befindet sich der Kern in Diakinese. Hierbei ist die Chromosomenzahl zu bestimmen. Die Längsteilung des aus der Synapsis hervorgehenden Doppelfadens muß kurz vorher stattgefunden haben. Die Anordnung der Chromosomenpaare an der Kernwandung ist derart, daß in der Nähe der Kernwandung 18 Chromosomenpaare oder Gemini linear angeordnet sind, die leicht gekrümmt, sich nur wenig berühren.

Fig. 3 zeigt ein Stadium, in dem bereits zwei Makrosporenkerne gebildet sind. Die Keulenform und die Größe der Embryosackmutterzelle sind ungefähr beibehalten. Innerhalb dieses Gebietes liegen untereinander die in Teilung begriffenen Tochterkerne. Wir sehen auf Fig. 4, daß beide haploiden Kerne die homoiotypische Teilung gleichmäßig beginnen. Die Zahl der Chromosomen ist 18. Die die beiden Kerne trennende Wand ist stets deutlich zu erkennen.

Bezüglich der zeitlichen Differenzen bei der Enkelkernbildung wäre noch zu bemerken, daß bekanntlich zwei Hauptfälle unterschieden werden können. Der normale Typ: ziemlich gleichzeitige Teilung der Tochterkerne oder der seltenere Fall, daß eine Zelle den Vorzug vor der anderen hat. Schnarf (Handbuch 1927, 25) führt einige Fälle an, wo die chalazale Zelle bevorzugt wird. Daß letztere eine Entwicklungsverspätung zeigt, ist nur bei Godetia (Täckholm 1915, 26) und Viola (Bliss 1912, 27) beobachtet bzw. mitgeteilt worden. Wenn nun Schnarf weiterhin Befunde einzelner Autoren aufzählt, in denen die Erscheinung, daß die Dyaden verschieden groß angelegt werden, als Kennzeichen für die Ausbildung der größeren Dyade zum Embryosack angesehen werden kann, so trifft dies auf Grund meiner Beobachtungen für Lonicera nicht zu.

Nach der heterotypischen Teilung werden die beiden neuen Kerne durch eine Wand getrennt, durch die die Zelle in einen unteren größeren und einen darüber liegenden bedeutend kleineren Protoplasten geteilt wird.

Die Vorgänge bei der Entwicklung zur Tetrade verlaufen außerordentlich rasch. Durch sie kommt es zur Ausbildung einer axilen Reihe von vier Tochterzellen, den Makrosporen. Wie schon oben ausgeführt, hat Giger (1913) bei Lonicera nur drei Makrosporen festgestellt, was nach

meinem Dafürhalten darauf zurückzuführen ist, daß die vierte Makrospore durch die anderen überdeckt worden war. Nach beendeter homoiotypischer Teilung und Anlegung der Wände konnte ich die Beobachtung machen, daß die chalazale Makrospore größer geworden ist als die über ihr liegende Zelle und auch der Form nach eine Bevorzugung den anderen gegenüber zeigt. Die beiden kleineren oberen Zellen liegen dicht aneinander, durch eine gerade Wand getrennt, während die Zellwände zwischen der zweiten und dritten sowie der dritten und vierten Makrospore gekrümmt sind, so daß die dritte Makrospore schon frühzeitig keine Fühlung mit der über und unter ihr liegenden hat. Fig. 4 zeigt die vier Makrosporen, durch Querwände voneinander getrennt. Die unterste Makrospore ist die größte und besitzt einen großen zentralen Kern, die drei oberen Makrosporen sind niedriger und kleinkernig. In allen treten schon Vakuolen auf, und in der untersten zeigt das Plasma eine wabige Struktur. Diese letztere Makrospore wird nun durch starkes Wachstum vergrößert und zum Embryosack.

Die Degeneration der drei Makrosporen beginnt mit der mikropylaren. Zunächst erfahren die Grenzen des Tetradenkomplexes keine wesentlichen Änderungen. Die Makrosporen rücken aber auseinander, so daß alle vier Zellen nach einer gewissen Zeit völlig getrennt übereinander liegen. Während die Makrospore, aus der der Embryosack hervorgeht, von keulenförmiger Gestalt ist, sind die anderen nicht gleich großen Makrosporen etwa kubisch. Die beginnende Auflösung der zwei oberen Zellen macht sich zunächst im Plasmaschwund des oberen Teiles jeder Makrospore bemerkbar. Die Kerne mit den Nukleoli sind noch unverändert. Die beiden unteren Zellen haben immer noch keine Veränderung erfahren, d. h. auch der Kern des Embryosacks befindet sich noch in Ruhe, wenn die anderen Zellen schon abgestorben sind und gestreckte, zusammengeschrumpfte, stark gefärbte Fragmente bilden. Nur manchmal noch ist der Nukleolus der zweiten Makrospore erhalten und liegt zwischen der dritten Makrospore und dem Fragment der zweiten am ursprünglichen Platze.

Die Reste der drei degenerierten Makrosporen sind noch ziemlich lange als dunkle Kappe zwischen Nuzellus und Embryosackzelle sichtbar. Während der Vergrößerung der Embryosackzelle wird der Mikropylenkanal durch das weitere Wachstum des Integuments immer enger, bis sich die Wände schließlich ganz aneinander legen, ohne jedoch zu verwachsen. In dem nun einkernigen Embryosack ist auch der immer noch zentral gelagerte Kern vergrößert worden. Der einkernige Embryosack ist plasmareich; sein Kern besitzt eine runde Form und birgt einen an die Wandung geschmiegten Kern.

Durch eine erste Teilung in der Längsachse entsteht der zweikernige Embryosack, dessen zwei Kerne noch in der Mitte senkrecht übereinander stehen (Fig. 5). Zu gleicher Zeit werden die ein- bis zwei Schichten des Nuzellus durch den sich stets ausdehnenden Embryosack zerdrückt, und ihre Reste sind nur noch als dunkel gefärbte Massen am Rande sichtbar. Der Embryosack kommt jetzt direkt an die innerste Schicht des stark ausgebildeten Integuments zu liegen, welche sich schon vorher zu einem plasmareichen Tapetum umgewandelt hat und so eine für den Embryosack wichtige ernährungsphysiologische Rolle spielt.

Die zwei Kerne wandern nun in dem länger gewordenen Embryosack etwas gegen die Pole, und es erfolgt die zweite Teilung im Embryosack, die, nach der Lage der Tochterkerne zu urteilen, meist etwas schief zur Längsachse des Embryosacks stattfindet, beide Teilungsspindeln stehen andererseits senkrecht aufeinander. In dem nun vierkernigen Em-

bryosack sind die je zwei oberen und unteren Kerne in polar gelagerten Plasmamassen eingebettet, die durch eine Wandschicht sowie auch durch feine Stränge verbunden sind. Alle Kerne sind gleichgroß, von eiförmiger Gestalt und von dichtem Plasma umgeben. Durch eine dritte und letzte Teilung wird der Embryosack achtkernig, wie dies bei der großen Mehrzahl der Angiospermen vorkommt. Der oberste, dem Mikropylarende am nächsten gelegene Kern teilt sich in der Richtung der Längsachse, der darunter liegende senkrecht dazu. Ebenso stehen die Spindelachsen der beiden unteren Kernteilungen senkrecht aufeinander (Fig. 6). Die so durch freie Kernteilung entstandenen acht Kerne haben noch die gleiche Größe und bleiben zunächst in zwei polaren Gruppen gelagert.

Die definitive Ausbildung zum befruchtungsfähigen, reifen Embryosack wird durch die nun eintretende simultane Zellbildung eingeleitet. Die drei obersten und drei untersten Kerne umgeben sich mit feinen Zellulosemembranen, es entstehen der Eiapparat und die Antipoden. Die zwei mittleren Kerne bleiben frei und werden zu den sog. Polkernen. Der ganze Embryosack hat jetzt eine ziemliche Länge und eine keulenförmige, an beiden Enden zugespitzte Gestalt (Fig. 7).

Fig. 7 zeigt einen reifen Embryosack, der in seiner großen durch Auflösung des Nuzellusgewebes entstandenen Höhle liegt und langgestreckt nach der Chalaza zu sich verjüngend, in der Mitte etwas eingeschnürt mit seinen Längswänden teilweise nicht ganz an die in Auflösung begriffenen Nuzelluszellen heranreicht. Das Plasma ist ziemlich gleich verteilt, aber sehr dünn. Die ursprüngliche Embryosackmembran ist sowohl im mikropylaren als auch im chalazalen Teile des Embryosacks als stark verdickte Zellwand stets gut zu sehen. Die einzelnen Elemente des Embryosacks sind, auf zwei Schnitte verteilt, von mir in Fig. 7 vereint gezeichnet.

Das obere Ende wird durch den Eiapparat ausgefüllt, bestehend aus drei Zellen, der Eizelle und den beiden Synergiden. Die zwischen den beiden Synergiden liegende Eizelle ragt über jene hinaus und hat eine eiförmige bis kugelige Gestalt. Der große Kern ist etwas reicher an chromatischer Substanz und ist am unteren Ende in dichtes Plasma eingebettet, während der obere Teil der Zelle meist von einer großen Vakuole eingenommen wird. Im Gegensatz zu allen anderen Embryosackelementen beharren die beiden Synergiden stets in ihrer Größe und Form, zeigen niemals Abweichungen in ihrem Bau, ohne daß sie allerdings eine gut ausgeprägte Vakuole aufweisen; genau so wie die Eizelle, in der die Vakuole aber oberhalb des Kernes liegt. Die Eizelle unterscheidet sich besonders durch ihre zentrale Lage; ihr Kern gleicht denen der Synergiden. Später wächst die Eizelle in jedem Falle bedeutend über die Synergiden hinaus, und jene sterben allmählich ab. Ihre Wände sind allerdings noch lange Zeit zu sehen.

Die Polkerne sind noch nicht verschmolzen, haben sich aber bereits einander genähert und liegen etwa in der Mitte des Embryosacks in dichtem Plasma. Diese beiden Elemente des Embryosacks sind am lebenskräftigsten und werden, verschmolzen oder unverschmolzen, von inneren oder äußeren Einflüssen, die das Leben der Samenanlage berühren, am allerwenigsten in Mitleidenschaft gezogen. Abgesehen von ihrer Lebensdauer zeigen sie ein ungeheures Wachstumsbestreben, das wiederum unabhängig von früher oder späterer Verschmelzung ist. Nukleoli und Chromatinbestandteile sind sehr tinktionsfähig. Vor allem aber fällt die Größe des Nukleolus bei wachsendem Polkern ins Auge. Die beiden Polkerne nehmen noch etwas an Größe zu und werden so zu den größten

Kernen im Embryosack. Der obere, der Schwesterkern des Eikerns, ist gewöhnlich in dem dichten Plasma unterhalb oder neben der Eizelle gelagert. Der untere wandert längs einem die zentrale Vakuole durchziehenden Plasmastrang zum oberen hinauf, nur hin und wieder kommt ihm der obere etwas entgegen, so daß die nun erfolgende Verschmelzung dieser beiden Kerne stets im oberen Teile, in der Nähe der Eizelle stattfindet (Fig. 8). Die Polkerne verschmelzen in jedem Falle vor Zutritt des Spermakerns. Dort legen sie sich aneinander und platten sich ab, die trennenden Kernwandstücke werden aufgelöst, und es erscheint jetzt ein großer Kern mit zwei Nukleolen, die aber bald verschmelzen und ein Kernkörperchen bilden: so entsteht der sekundäre Embryosackkern und der Embryosackkern ist jetzt befruchtungsfähig (Fig. 9).

Am unteren Ende gegen die Chalaza hin, sind die drei Antipodenzellen ausgebildet worden. Sie sind vor allem durch ihre bedeutend kleineren Kerne zu erkennen. Auch erreichen sie selten die Größe der oberen Zellen und ihre Form und Anordnung ist eine wechselnde, indem sich dieselbe nach den räumlichen Verhältnissen des sehr verschieden ausgebildeten unteren Endes richtet. Bald sind alle drei nebeneinander, bald ist eine (die größte) zu unterst, während die beiden anderen darüber liegen. Sie enthalten stets wenig Protoplasma und daher eine große Vakuole. Ihre Degeneration, die frühzeitig und vor allen Embryosackelementen beendet ist, setzt mit der Auflösung der mikropylen, also größten Antipode ein, oft schon vor der Befruchtung. Diese drei Zellen zeigen schon unmittelbar nach ihrer Anordnung keine große Lebensfähigkeit. Bei dem frühen Verschwinden, das schon Guignard (siehe bei Giger 1913) bei Lonicera festgestellt hat, ist ihnen wohl kaum eine ernährungsphysiologische Rolle zuzuschreiben.

Die Weiterentwicklung des Embryosacks ist von der Befruchtung abhängig.

Das Tapetum hat sich mit dem Embryosack vergrößert und bildet eine geschlossene Schicht von radial gestreckten, stark gefärbten und großkernigen Zellen. Diese innerste Schicht des aus 8–10 Schichten bestehenden Integuments liefert dem sich später rasch ausbildenden Endosperm die Nährstoffe.

Der Weg des Pollenschlauches ist stets derselbe. Auf der Narbe keimen die Pollenkörner sehr rasch aus, und die Pollenschläuche dringen zwischen den Narbenpapillen in das Griffelgewebe hinein. Dort verlaufen sie interzellulär bis zum Ende des Fruchtknotens. In den Fächern sind schon vor der Befruchtung die Wandungen der oberen Plazenten und des Funikulus mit keulenförmigen einzelligen Epidermispapillen versehen worden. Zwischen diesen tritt nun der Pollenschlauch heraus und wächst, stets (nur) auf den Papillen, den Funikulus entlang, in die Mikropyle und den Embryosack. Bei der Befruchtung verschmelzen die Spermakerne mit dem Eikern bzw. sekundären Embryosackkern (Doppelbefruchtung). Sie legen sich an diese Kerne an, worauf der dunkle Kern in dem hellen Hof immer kleiner wird und schließlich mit dem Protoplasmahof ganz verschwindet. Es findet offenbar ein Übertritt der chromatischen Substanz der Spermakerne statt; in den so befruchteten Kernen ist auch stets nur ein Kernkörperchen zu beobachten. Die Befruchtung des sekundären Embryosackkerns erfolgt sehr bald, und ihr Produkt ist der Endospermkern, während diejenige des Eikerns sehr spät eintritt und daher der eine Spermakern sehr lange sichtbar bleibt. Eine Synergide ist zerstört; an deren Stelle liegt eine dunkle, strukturlose Substanz. Ob beide Spermakerne ihren Weg durch die Synergide nehmen, konnte ich nicht feststellen. Die Antipoden waren völlig verschwunden; sie schei-

nen sich also in der Regel nur kurze Zeit — während der Embryosackreife — zu halten.

Dies sind die wesentlichen Verhältnisse innerhalb des reifen Embryosacks.

Die Endospermbildung setzt vor der ersten Teilung der Eizelle ein. Diesen Zeitpunkt aber in einen bestimmten, oder annähernd bestimmten Zusammenhang zu bringen, ist nicht möglich. So fand ich beispielsweise in einem Embryosack mit etwa achtzelligem Embryo 12—15 Kerne. Dagegen innerhalb einer bedeutend weiter entwickelten Samenanlage eine gerade das erste Mal geteilte Eizelle, während im Embryosack ca. 30—40 Kerne zu zählen waren. Anscheinend befand sich hier die Endospermentwicklung bereits auf dem Höhepunkte, denn ein Teil der Kerne hatte sich schon in charakteristischer Form an die Embryosackhöhlengrenze angeschmiegt. Unabhängig von der Karyologie des Endosperms ist über sein Werden und Absterben zusammenfassend folgendes zu berichten.

In den meisten Fällen wird die Diploidie durch Verschmelzen der im allgemeinen um das drei- bis vierfache wachsenden Polkerne erreicht. Die Verschmelzung wird durch Übereinanderschieben der riesigen Kerne eingeleitet. Die außerordentlich großen Nukleoli liegen nicht im Zentrum der Kerne, die ihrerseits das Chromatin an der Kernwandung und meiner Ansicht nach um den Nukleolus herum aufgespeichert haben. Innerhalb der großen Kernhöhle sind die Chromatinbestandteile zu sehen, die sich im deutlichen „Spirem" befinden. In jedem Falle liegen die Kerne im Augenblick des Kopulierens flach nebeneinander. Das Wachstum des Kopulationsproduktes nimmt auch noch weiterhin zu; der neue Kern wandert jetzt an die Peripherie des Embryosacks, erreicht den dicken Plasmabelag und erwartet dort den Spermakern, ohne seinen Platz wesentlich zu ändern. Die Polkerne verschmelzen also vor der Befruchtung. Ihre Größe beträgt linear das acht- bis zehnfache eines normalen vegetativen Kernes und das vier- bis fünffache des Spermakernes. Die Triploidie wird durch Eindringen dieses rund-ovalen Kernes in den sekundären Embryosackkern hergestellt, wobei die Verschmelzung gleichfalls meist in der Mitte der Embryosackhöhle erfolgt.

Die Bildung und Verteilung des Endosperms geht sehr rasch vonstatten und erstreckt sich anfangs ziemlich gleichmäßig über den gesamten Umfang der Embryosackhöhle. In der Hauptsache wird die Peripherie beschickt, zum geringeren Teile das Innere des Embryosacks. Es ist selbstverständlich, daß als Voraussetzung für eine dichtere Anhäufung von Endospermkernen eine größere Plasmadichte in Streifen- oder Inselform vorhanden sein muß. Da nun naturgemäß die Plasmaverteilung im sich dauernd streckenden Embryosack variiert, gibt es auch keine Norm für eine stärkere oder schwächere Endospermbeschickung irgendeines Teiles.

Ist der Höhepunkt der Endospermbildung erreicht, so schmiegt sich regelmäßig ein Teil der Endospermkerne ganz dicht an die Embryosackwand, die dann kaum mehr wesentliche Veränderungen erfährt, in charakteristischer Form an (Fig. 11, Photo 1). Diese Kerne bilden den Wandbelag.

In rein karyologischer Hinsicht liegen verhältnismäßig wenig eingehende Arbeiten über Endosperm vor. Über die Caprifoliazeen im allgemeinen ist bis jetzt angegeben worden, daß beide Bildungsarten, sowohl zelluläre wie nukleäre vorkommen. Bei Lonicera im besonderen erfolgt nach Schürhoff (1926) die Endospermbildung durch freie Kern- und Zellteilung. Meine eigenen Beobachtungen bestätigen diese Angaben in vollem Umfange. Die erste Teilung des Endospermkerns (Fig. 10) erfolgt

noch in der Nähe der Eizelle, währenddem die durch die weiteren freien Kernteilungen gebildeten 4, 8, 16 und mehr freien Kerne sich an die ganze innere Wandung des nun vergrößerten und auch länger gewordenen Embryosacks lagern und von diesem protoplasmatischen Wandbelag aus schließlich den ganzen Embryosack mit in stark vakuoligem Protoplasma eingebetteten vielen freien Kernen füllen. Erst jetzt findet durch Bildung der Zellwände die simultane Zellbildung statt, und der ganze Embryosack ist von einem großmaschigen Gewebe mit großkernigen Zellen erfüllt. Bei dem nun weiter erfolgenden Wachstum des Endosperms werden die Tapetenschicht sowie auch die übrigen inneren Schichten des Integuments resorbiert.

Es kommt also bei Lonicera zur Entwicklung eines nukleären Endosperms; es ist ein Bildungstyp, der auch noch bei einigen anderen Vertretern der Caprifoliazeen, so Viburnum, Diervilla und Linnaea festgestellt worden ist.

In dem Plasmamantel des Embryosacks spielen sich die ersten Kernteilungen ab. Diese Kerne sind alle ziemlich gleich groß und verdanken ihre Entstehung regelmäßig verlaufenden Mitosen, ohne daß sich allerdings ein nur einigermaßen synchrones Verhalten der einzelnen Phasen beobachten ließ.

Ich habe auch keinerlei Kernverschmelzungen und Amitosen entdeckt, und es haben sich niemals Kerne gebildet, die sich durch besondere Größe auszeichneten, die durch Eigenwachstum (trophische Gründe), resp. ganz unregelmäßige Chromosomenverteilung hätte verursacht werden können. Außerdem bargen die Kerne niemals mehr als einen Nukleolus.

Das zwangsläufige Ruhestadium der befruchteten Eizelle bis zur ersten Teilung dauert bei Lonicera in der Regel außerordentlich lange. Bei normaler, d. h. bezüglich der Zeit normaler Befruchtung und erster Teilung wird die Eizelle von Lonicera durch eine Querwand, in die apikale und basale Zelle geteilt (Fig. 12). Die Apikalzelle ist für Lonicera der Ausgangspunkt für den Embryo im weiteren Sinne. Die nächste Teilung ist wiederum mit der Bildung einer Querwand verknüpft (Fig. 13), während der folgende Schritt die Aufstellung einer Längswand nach sich zieht. Hiermit beginnt — nach üblicher Auffassung — die Ausbildung des Embryos. Nach der dritten Teilung beginnt durch Anlegung von Längs- und Querwänden eine zunächst kugelige, dann birnenförmige Ausgestaltung des Embryokörpers. Die überaus langsame Weiterentwicklung des Embryos, sowie die Ausgestaltung des Embryos im engeren Sinne, habe ich nicht verfolgt.

Meine Untersuchungen über die zytologischen und embryologischen Verhältnisse in der Samenanlage ergaben zusammenfassend folgendes Resultat:

1. Subepidermale Archesporzelle stets in der Einzahl. Keine Schichtzelle.
2. Normale Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle. Chromosomenzahl 18.
3. Deutliche Wand zwischen den Tochterkernen.
4. Stets Ausbildung der chalazalen Makrospore zum Embryosack.
5. Bildung eines normalen achtkernigen Embryosacks.
6. Die übrigen drei Makrosporen degenerieren.
7. Der reife Embryosack zeichnet sich durch frühzeitiges Absterben der drei Antipoden und bedeutendes Eigenwachstum seiner übrigen Elemente aus.

8. Polkernverschmelzung in der Nähe der Eizelle.
9. Endospermentwicklung nach Herstellung der Triploidie erfolgt durch freie Kern- und Zellteilung.
10. Embryobildung sehr spät.
11. Pollenschlauchweg durch die Mikropyle.
12. Samenanlage tenuinuzellat, unitegmisch.

Die Mikrosporengeneration.

Die Entwicklungsvorgänge in der Anthere eilen — wie ziemlich allgemein — denen innerhalb der Samenanlage bedeutend voraus.

Durch Teilungen im Meristem wird die Epidermis an vier gegen innen gerichteten Stellen schwach vorgewölbt, wodurch die vier Pollensäcke schon äußerlich angedeutet werden. In jedem der schwachen Lappen werden nun je 1—2 Längsreihen von Zellen größer und plasmareicher. Es entstehen die auch durch einen großen Kern ausgezeichneten Urmutterzellen oder Archesporzellen der Pollenkörner. Die nun hierauf folgenden Zellteilungen, welche zur Bildung der Antherenwand führen, verlaufen außerordentlich rasch nacheinander.

Vorerst werden die etwas radial gestreckten Archesporzellen durch perikline Wände geteilt, es entsteht eine äußere Lage, die primäre parietale Schicht und eine innere, die primäre sporogene Schicht, die in unserem Falle die Sporenmutterzellen enthält. Die Zellen der primären parietalen Schicht hingegen teilen sich wieder periklin, die inneren Tochterzellen bilden die Tapetenschicht, die ebenfalls plasmareich wird. Die äußeren Tochterzellen erleiden noch einmal eine perikline Teilung, so daß nach außen nun die definitive subepidermale Schicht entsteht, die später zur fibrösen Schicht wird. Nach innen wird eine Zwischen- oder Mittelschicht abgegrenzt, deren tafelförmige Zellen sehr bald durch die anliegenden Zellen resorbiert werden.

Während dieser Ausbildung der Antherenwand zeigen die 4–6 eckigen PMZ ein intensives Wachstum. Sie unterscheiden sich von den angrenzenden Tapetenzellen durch ihr dichtes, feinwabiges Plasma und den großen ovalen Kern, dessen einziges, auch größeres Kernkörperchen schwach exzentrisch liegt. Die chromatische Substanz ist in Form dunkel gefärbter Körnchen an der Kernwandung gelagert.

Die Zellen der Tapetenschicht, als Nährschicht der PMZ funktionierend, erleiden im Verlaufe ihrer Entwicklung typische Veränderungen, so daß ich die Eigentümlichkeiten des den Pollensack auskleidenden Tapetums in einem besonderen Abschnitt gesondert behandeln werde.

Die jüngsten, definitiven Pollenmutterzellen besitzen eine fast kubische Gestalt (Fig. 14), sie sind plasmareich und bergen einen überaus großen Kern mit großem Nukleolus, der sich längere Zeit in relativer Ruhe befindet. Dieses präsynaptische Stadium dauert solange an, bis die Pollenmutterzellen eine auf dem Längsschnitt rechteckige Gestalt angenommen haben. Anschließend folgt das Synapsisstadium (Fig. 15). Es kennzeichnet sich dadurch, daß fast immer nur ein einziges Kernkörperchen vorhanden ist, welchem die Chromatinfäden sehr dicht anliegen. Das Stadium der Synapsis dauert eine relativ lange Zeit, was sich daraus ergibt, daß es sich in Schnitten durch ganz junge Blüten fast regelmäßig findet, und zwar sehr häufig auch dann, wenn in Schnitten durch andere Antheren der gleichen Blüte schon die jungen Pollenkörner ausgebildet sind. Im Gegensatz finden sich die Stadien der allotypischen Teilungen relativ selten, woraus man wieder den Schluß ziehen kann, daß diese Stadien

schnell verlaufen. Das Stadium der Synapsis ist für die Pollenmutterzelle auch deswegen bemerkenswert, weil während dieses Stadiums sich der Kern auf Kosten des Zytoplasmas wesentlich vergrößert. Das Protoplasma der Pollenmutterzelle ist während der Synapsis ziemlich dicht und vollkommen gleichmäßig. Es enthält keine Vakuolen und zeigt auch kein wabiges Gewebe. Auf die einzelnen Stadien der Synapsis einzugehen, liegt nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, sodaß ich mich nunmehr zu dem nächsten wichtigen Stadium, der Diakinese wenden kann (Fig. 16). Die frühen Stadien der Diakinese zeigen uns die einzelnen Chromosomen der Eltern, an der Peripherie zu Paaren geordnet; und zwar sind die Chromosomen dann relativ lang und meistens nur an einem Ende miteinander verklebt, während die anderen der Gemini auseinanderspreizen, wodurch V-förmige Figuren entstehen. Gelegentlich zeigen die beiden Chromosomen auch die Tendenz, sich mehr oder weniger umeinander zu drehen, in anderen Fällen sind beide Enden der Chromosomen miteinander verklebt.

In diesem Stadium läßt sich die Chromosomenzahl bereits sehr deutlich feststellen; es zeigt sich, daß Lonicera die Haploidzahl 18 besitzt. Bei weiterem Fortschreiten der Diakinese läßt sich nun feststellen, daß die Chromosomen sich wesentlich verkürzen und dabei dicker werden. Sie nehmen jetzt eine ganz intensive Färbung an und lassen ihre paarige Zusammensetzung deutlich erkennen. Dieses Stadium ist für die Zählung der Chromosomen am geeignetsten. Hierzu wurden mindestens zwanzig Zählungen vorgenommen.

Von den allotypischen Teilungen lag mir eine große Serie von Präparaten vor und es zeigte sich, daß in einem Antherenfach meistens die verschiedensten Stadien der allotypischen Teilungen gleichzeitig auftraten, so daß der Entwicklungsgang in einem einzigen Antherenfach meistens sehr schön zu beobachten war.

Bekanntlich findet man bei Pflanzen mit langen Antheren hin und wieder in einem Pollenbehälter nicht stets die gleichen Stadien der einzelnen Pollenmutterzellen. Größere Unregelmäßigkeiten sind aber in der Literatur nicht allzu häufig angegeben worden. In diesem Punkte kann ich für Lonicera folgendes berichten. Auf einem Schnitte fand ich beispielsweise die meisten Zellen im Dyadenstadium, ohne daß auch nur eine einzige zur erneuten Teilung Vorbereitungen traf. Im oberen und unteren Teile des Pollenbehälters war eine geringe Anzahl vollkommener Tetraden ausgebildet. Noch häufiger waren Pollenbehälter zu beobachten, in denen der größte Teil der Mikrosporen einkernig und abgerundet war, während zwischen diesen Zellen noch regelrechte Dyaden lagen.

Als nächstes Stadium gebe ich eine Kernplatte der Reduktionsteilung wieder (Fig. 17), welche das Auseinanderweichen der Gemini zeigt. Die Phase der Kernplatte dauert ziemlich lange an im Vergleich zur nachfolgenden, in Fig. 18 u. 19 festgehaltenen Anaphase, in derem Verlauf jedes Glied eines Chromosomenpaares nach den entgegengesetzten Polen hingezogen und wobei die völlige Trennung der Doppelchromosomen erreicht wird. Bei weiterem Auseinanderweichen der Chromosomen zeigen diese häufig eine dreieckige Form, indem die Basis des Dreiecks der Äquatorialebene zugewendet ist. Diese eigenartige Form der Chromosomen ist dadurch zu erklären, daß die in der Prophase der heterotypischen Teilung vor Beginn der Synapsis angelegte Längsspaltung der Chromosomen hier wieder zum Vorschein kommt, und die Chromosomen infolgedessen V-förmige Gestalt annehmen. Die beiden V-förmigen Schenkel zeigen die durch die Teilung gebildeten Längshälften der Chro-

mosomen an. Da in unserem Falle die Chromosomen der Reduktionsteilung sehr kurz und dick sind, tritt die Spaltung der Schenkel nicht besonders deutlich hervor.

Nachdem die Chromosomen an die Pole gelangt sind, bilden sie zwei Tochterkerne (Fig.20), ohne daß es jedoch zu einem Ruhestadium kommt; es bleiben vielmehr die Chromosomen erhalten und es wird auch kein Nukleolus gebildet. Die Chromosomen lassen sich in diesem Stadium — Interkinese — leicht zählen und man kann wieder mit völliger Klarheit die Chromosomenzahl 18 ermitteln.

Es schließt sich nunmehr die homoiotypische Teilung an, bei der die längsgespaltenen Chromosomen wieder auf zwei Tochterkerne verteilt werden, so daß wir nunmehr das Stadium der vierkernigen Pollenmutterzelle vor uns haben (Fig. 21). Die Lage der Tetradenkerne ist hierbei tetraederähnlich. Die Teilung der Pollenmutterzelle in die vier Tochterzellen geht nach dem simultanen Modus vor sich, wobei vier freie Kerne gebildet werden. Nach Beendigung der beiden meiotischen Teilungen treten kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen den Kernen auf. Jedoch wird in diesen bald verschwindenden Fäden keine Zellplatte angelegt, sondern die Zellwand entsteht nach dem sogen. Furchungsschema (Fig. 22), wobei von außen her die Wandschicht der Pollenmutterzellen zentripetal einwächst, bis dadurch die einzelnen Pollenkörner aus dem Tetradenverbande abgegrenzt sind. Die durch diesen Vorgang frei gewordenen Tochterzellen stellen zunächst dreieckige (Fig. 23), dann rundlich-ovale (Fig. 24) Gebilde dar, mit dichtem Protoplasma, in dessen Mitte ein auffallend großer Kern liegt. Umgeben werden sie von der verschleimenden Membran der Pollenmutterzelle, in der sie wie in einer Platte eingebettet liegen; gewöhnlich hängen zwei solcher Platten, wieder mit einer feinen Membran umgeben, zusammen. Durch Auflösung dieser Membran werden die Tochterzellen frei, um sich nun sehr rasch zum einkernigen Pollenkorn umzubilden.

Die jungen Pollenkörner nehmen jetzt rasch an Größe zu, während sich die Zellwand der Pollenmutterzelle vollständig auflöst. Mit der Größenzunahme der jungen Pollenkörner ist einerseits eine Abrundung verbunden, bei der die Austrittsstellen für den Pollenschlauch als Einbuchtung erkennbar bleiben, andererseits beginnt jetzt die Ausbildung der Exine. Gleichzeitig lockern sich, worauf wir noch zurückkommen werden, die Tapetenzellen, um das Periplasmodium zu bilden. Sowie die Tapetenzellen zwischen die einzelnen Pollenkörner eingewandert sind, tritt eine außerordentliche Vergrößerung der Pollen durch Bildung einer zentralen Vakuole ein (Fig. 25). Diese Vakuole ermöglicht eine außerordentlich schnelle Größenzunahme des Pollenkorns, und nunmehr zeigt das einkernige Pollenkorn nur noch eine ganz dünne Zytoplasmaschicht um die Vakuole herum, die nur an der Stelle, wo der Kern liegt, eine etwas größere Dichtigkeit zeigt, da das Zytoplasma hier den Kern umgibt. Da die dünne Zytoplasmaschicht nur sehr wenig Farbstoff aufnimmt, sehen solche Pollenkörner häufig ganz leer aus und zeigen den Kern entweder an der Seite liegend von etwas Zytoplasma umgeben, oder aber der Kern erscheint mit einer geringen Zytoplasmaschicht freiliegend in der Mitte des Pollenkornes. Tatsächlich handelt es sich jedoch um eine die zentrale Vakuole einschließende Zytoplasmaschale, in welcher sich der Kern mit seiner Zytoplasmaschicht durch intensivere Färbung abhebt.

Die Bildung der Exine setzt ein, noch bevor das Pollenkorn eine entsprechende Vergrößerung angenommen hat. Die Exine wird bereits in einer Größe angelegt, die dem späteren Wachstum des Pollenkorns Rech-

nung trägt, so daß also die jungen Pollenkörner jetzt einen stark gewellten Umriß zeigen und unregelmäßige Formen annehmen. Durch Bildung einer zentralen Vakuole, die mit Zellsaft gefüllt ist, bläht sich dann das Pollenkorn sehr schnell auf und wird rund, wobei die Exine als außerordentlich dicke Membran mit glatter Kontur sichtbar wird und sehr deutlich die drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch erkennen läßt. Das Pollenkorn hat sich wesentlich vergrößert und nahezu die definitive Größe erreicht. Die Exine läßt deutlich zwei Schichten erkennen: eine äußere Stäbchen- und eine innere Körnchenschicht. Die Stäbchenschicht ist etwa doppelt so dick wie die innere Schicht. Die Intine ist nicht zu erkennen, wie man auch beim auskeimenden Pollenschlauch dieselbe fast nie als besondere Membran erkennen kann.

Noch während des Vakuolenstadiums kommt es zu einer Teilung des primären Pollenkernes, wodurch die Antheridiummutterzelle als eine uhrglasförmige Zelle an der Peripherie abgegrenzt wird. In kurzer Zeit kommt es dann durch Aufnahme von Nährmaterial aus dem Periplasmodium zu einer Füllung des Pollenkornes mit Protoplasma, in welchem dann nur noch kleine Vakuolen eine Zeit lang zu erkennen sind (Fig. 26). Gleichzeitig wandert die Antheridiummutterzelle in das Zytoplasma des Pollenkornes ein, so daß sie nunmehr von allen Seiten vom Zytoplasma des Pollens umgeben ist.

Bei weiter fortschreitender Entwicklung des Pollenkornes wird das Zytoplasma desselben immer dichter und nimmt bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin soviel Farbstoff auf, daß eine Differenzierung des Polleninhaltes sehr erschwert oder überhaupt nicht möglich ist. Es ist nur mit Hilfe der Safranin-Anilinblau-Färbung möglich, die weiteren Vorgänge im Pollenkorn zu verfolgen. Diese Färbung hat den Vorzug, daß die Kerne durch Safranin intensiv rot gefärbt werden, und daß durch die Nachfärbung mit Anilinblau der rote Farbstoff aus dem Zytoplasma durch das Blau verdrängt wird.

Es zeigt sich jetzt, daß eine Teilung der Antheridiummutterzelle stattgefunden hat, wobei sich diese auflöst, so daß wir nunmehr in dem gemeinsamen Zytoplasten des Pollenkornes drei Kerne erkennen, von denen die beiden generativen wesentlich kleiner sind als der vegetative (Fig. 27). Die jungen generativen Kerne zeigen zuerst ein kleines Kernkörperchen, welches sich aber sehr bald vergrößert, so daß man auf Querschnitten nur noch die Nukleolen sieht, während man auf anderen Schnitten feststellen kann, daß diese Kerne eine langgestreckte spindelförmige Gestalt angenommen haben. Das Verhalten des vegetativen Kernes charakterisiert sich dadurch, daß der Nukleolus sich mehr und mehr vergrößert, während die Struktur des Kerngerüstes allmählich verschwindet und homogen wird. In alten Stadien kann man andere Bestandteile als den Nukleolus nicht mehr erkennen. Dieser zeigt dann starke Degenerationserscheinungen, kenntlich an seiner unregelmäßigen Form, die mitunter zu tiefen Zerklüftungen, ja sogar zu Fragmentationen führt, so daß man statt des einen Gebildes zwei oder drei nahe nebeneinander liegende unterscheiden kann. Hiermit ist das Pollenkorn auf dem reifen Stadium angelangt, in welchem es auf die Narbe übertragen wird.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten der Tapetenzellen. In den jüngsten Stadien sind sie sehr klein und lassen sich hierdurch leicht von den Zellen des Archespors unterscheiden. Sie nehmen eine etwas kräftigere Färbung an, ihr Kern liegt in der Mitte der Zellen und zeigt einen deutlichen Nukleolus; meist liegen um den Kern herum einige deutliche Vakuolen. Noch im Stadium der Präsynapsis teilt sich der Kern, die Tapetenzellen wachsen sehr schnell heran und erreichen zum Teil

die Größe der jungen Pollenmutterzellen. Sie sind jetzt auch durch die vorhandene große zentrale Vakuole — in manchen Fällen finden sich zwei Vakuolen — erkennbar, ein Zeichen, daß die Größenzunahme auf Wasserzufuhr zurückzuführen ist. Die beiden Kerne liegen nunmehr wandständig und sind entweder durch eine große Vakuole voneinander getrennt, oder aber sie zeigen noch eine plasmatische Verbindungsbrücke, wodurch die Bildung von zwei Vakuolen veranlaßt wird. Auf diesem Stadium bleiben die Tapetenzellen im Verlaufe der Synapsis stehen. Während der allotypischen Teilung der Pollenmutterzelle erfolgen in den Tapetenzellen ebenfalls Kernteilungen, so daß diese zuerst 4, häufig auch noch mehr Kerne zeigen. Da inzwischen ein außerordentliches Wachstum der Tapetenzellen eingesetzt hat, läßt sich die Anzahl der Kerne mit Sicherheit nicht immer feststellen. Es besteht auch die Möglichkeit, daß gelegentlich der Kern einer tiefer liegenden Tapetenzelle als Kern der beobachteten Tapetenzelle angesehen wird, so daß ich die Frage offen lassen möchte, ob die Tapetenzellen wirklich über das vierkernige Stadium hinauskommen. Bei der Bildung der Tetraden lockert sich der Verband der Tapetenzellen, sie nehmen hierbei unregelmäßige Formen an und zeigen auch ganz unregelmäßige Umrisse. So wie sich die einzelnen Pollenkörner isoliert haben und durch Bildung der zentralen Vakuole größer geworden sind, wandern die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner ein und legen sich um dieselben herum. Dabei kommt es zu einer Auflösung der Wände der Tapetenzellen, so daß nunmehr die einkernigen Pollenkörner während des Vakuolenstadiums in einem Periplasmodium liegen, in welchem keine Zellgrenzen mehr zu erkennen sind (Phot. 2). Das Material der Tapetenzellen dringt nun durch die Austrittsstellen für den Pollenschlauch in das Pollenkorn ein. Der Inhalt der Tapetenzellen löst sich allmählich im Pollenkorn auf und breitet sich aus. Noch auf diesem Stadium ist das Pollenkorn einkernig und besitzt eine große zentrale Vakuole. Das Periplasmodium zeigt in diesem Zustand eine schaumige Struktur und ist um das Pollenkorn herum mehr oder weniger stark verdichtet. Sowie das Pollenkorn die Antheridiummutterzelle ausgebildet hat, setzt die Degeneration des Periplasmodiums ein, und es sind bald nur noch die Überreste der Kerne färberisch darzustellen. Inzwischen hat, wie bereits angedeutet, das Pollenkorn sich vollkommen mit Protoplasma gefüllt und die große Vakuole ist völlig verschwunden. Während bisher hauptsächlich die Ansicht vertreten wurde, daß das Periplasmodium in erster Linie für die Ausbildung der Exine in Anspruch genommen würde, scheint mir jedoch aus meinen Untersuchungen hervorzugehen, daß dies nicht oder nur in geringem Maße zutrifft. Denn, wie bereits erwähnt, erfolgt die Anlage der Exine schon zur Zeit des jüngsten Stadiums des Pollenkornes, noch bevor dasselbe durch Bildung der zentralen Vakuole eine bedeutende Größenzunahme erfahren hat. Und selbst wenn die Pollenkörner schon eine kräftig entwickelte Exine zeigen, in welcher die Löcher für den Austritt des Pollenschlauches angelegt sind, beginnt erst die Entwicklung des Periplasmodiums, d. h. die Einwanderung und Auflösung der noch völlig selbständigen Tapetenzellen. Aus der Tatsache, daß das Material des Periplasmodiums in das Pollenkorn direkt eindringt und dort Verdickungen bildet, während das Pollenkorn noch seine zentrale Vakuole besitzt, geht ohne Zweifel hervor, daß die Hauptaufgabe des Periplasmodiums in der Zufuhr von Nahrungssubstanzen für den Protoplasten des Pollenkornes besteht. Daß es dabei nicht zu einer direkten Aufnahme des Protoplasmas der Tapetenzellen kommt, ist daraus zu ersehen, daß diese Verdickungen gegen den Protoplasten scharf abgegrenzt sind, und daß selbst an den Stellen, an

welchen durch diese Verdickungen der Protoplast des Pollenkorns eingedrückt wird, das Protoplasma keine stärkere Färbung annimmt, so daß also die Nährstoffe des Periplasmodiums nur durch Diffusion zu den Protoplasten ins Innere des Pollenkorns gelangen.

In neuerer Zeit ist es Juel (1915), der ebenfalls den Tapetenzellen eine sehr wichtige Rolle bei der Ernährung der Pollenkörner zuschreibt. Denn „alle Nahrung, die den heranwachsenden Sporen zugeführt wird, muß diese Zellschicht durchwandern, daß es sich dabei um ein einfaches Durchfiltrieren gelöster Nährstoffe handeln sollte, ist kaum wahrscheinlich. Der Reichtum der Tapetenzellen an Plasma und Kernen verleiht ihnen eine große Ähnlichkeit mit Drüsenzellen und läßt vermuten, daß in ihnen irgendeine Synthese von speziellen Nahrungsstoffen vor sich geht. Auch ist es möglich, daß sie ein Enzym ausscheiden, das die Wandkomplexe der Tetraden auflöst; dies kann aber nur eine nebensächliche Aufgabe sein, denn jene Wandauflösung bildet nur eine sehr schnell vorübergehende Phase in der Entwicklung." Juel unterscheidet nun zwei Fälle: Einmal wird die Tapetenschicht vor der Sporenreife gänzlich aufgelöst. Es handelt sich dabei oft nicht um ein Absterben und Eintrocknen, sondern um eine totale Resorption dieser Zellschicht. Die Stoffmengen, die ihre Zellen enthalten, werden dabei ohne Zweifel verwertet. Daß sie nach außen, in die Gewebe der Antherenwandung abgeleitet werden sollten, hält Juel für wenig wahrscheinlich, vielmehr nimmt er an, daß die von den aufgelösten Tapetenzellen gelieferten Baustoffe in den Sporangiumraum gelangen und beim Aufbau der Sporen in irgendeiner Weise verwendet werden. Im anderen Falle geben nach Juel diese Zellen ihre Selbständigkeit auf und fließen zu einer kontinuierlichen Plasmamasse mit eingestreuten Kernen zusammen, in welcher die Sporenmutterzellen bzw. Sporen eingebettet liegen. Ein solcher den ganzen Sporangienraum ausfüllender Plasmakörper wird von Hannig (1911) Periplasmodium genannt. Dieser Forscher hat eigene Untersuchungen über Periplasmodiumbildung mitgeteilt sowie eine Zusammenstellung von allem, was bis dahin über Periplasmodium bei höheren Pflanzen bekannt war, gegeben. Bei Phanerogamen können Periplasmodien nur in den Mikrosporangien auftreten. Bei den Gymnospermen sind sie in keinem Falle nachgewiesen worden. In Bezug auf die Angiospermen kommt Hannig zu dem Resultat, daß „die Tapetenzellen in der Regel aufgelöst werden und ein Plasmodium bilden". Er stützt sich hierbei fast ausschließlich auf Angaben von Strasburger. Er sagt nämlich: „Strasburger hat bei seinen ausgedehnten Untersuchungen eine große Reihe von Pflanzen aus den verschiedensten Familien (Arazeen, Liliazeen usw.) untersucht und bei fast allen Plasmodiumbildungen beschrieben. Bei einigen wenigen (Ericazeen, Borraginazeen, Labiaten, Valerianazeen und Campanulazeen) ist die Plasmodiumbildung nicht beschrieben. Da aber keine besonderen Angaben über ein Fehlen derselben vorliegen, ist es wahrscheinlich, daß diese Fälle kein abweichendes Verhalten zeigen". Hannig schließt, indem er sagt: „Soviel steht fest, daß das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist." Wahrscheinlich meint Hannig auch hier: Auflösung unter Bildung eines Periplasmodiums.

In den Abhandlungen von Strasburger, auf die sich Hannig bei seinen Beobachtungen beruft, wird nur von einigen angiospermen Pflanzen angegeben, daß die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern.

Die Untersuchungen Strasburgers sind vor der Einführung der Mikrotomtechnik ausgeführt. Welcher Methode er sich bedient hat, um die

Auflösung der Tapetenzellen festzustellen, gibt er nicht an.

Es ist aber unumgänglich notwendig, diese Verhältnisse an Mikrotomschnitten zu studieren.

Juel gibt dann weiter eine kurze Beschreibung der Periplasmodiumbildung bei der von ihm untersuchten Lonicera coerulea L. Sobald die Tetraden gebildet sind, erscheint die Tapete als eine ebene und kontinuierliche Zellschicht aus ziemlich großen und inhaltsreichen Zellen. Bald nachher, während der Tetradenauflösung, beginnen die Vorbereitungen zur Periplasmodiumbildung. Die Tapetenzellen, die jetzt einen noch dichteren Inhalt führen, haben ihre Zellwände aufgelöst, so daß sie in den Präparaten leicht auseinanderfallen. Sie wölben sich nach innen hervor, und senden hier und da schnabelförmige Fortsätze zwischen die Pollenkörner hinein (s. seine Fig. 15). Antheren mit großen, noch einzelligen Pollenkörnern enthalten schön ausgebildete Periplasmodien mit überall eingestreuten Kernen. In einigen, die offenbar jüngere Stadien darstellen, sind im Zentrum Grenzen zwischen den einzelnen Zellen zu sehen, in anderen ist aber die Verschmelzung vollkommen (s. seine Fig. 16). Wenn die Pollenkörner zweizellig geworden sind und Verdickungsleisten in den fibrösen Zellen aufzutreten anfangen, sind vom Plasmodium nur Fetzen zwischen den Pollenkörnern zurückgeblieben.

Nach neuester Anschauung bezeichnen wir als ein Periplasmodium das Synzytium, welches aus den Tapetenzellen der Antheren durch Auflösung der Wände entsteht und die Aufgabe hat, zur Ernährung der jungen Pollenkörner beizutragen.

Schürhoff (1926, 2) sieht die Bildung eines Tapetenperiplasmodiums als eine wesentliche Progression an und hält es für bemerkenswert, daß sie mit der Dreikernigkeit der Pollenkörner, die auch eine Progression darstellt, häufig gemeinsam auftritt. Dieses fand ich auch bei Lonicera bestätigt und kann es somit durch meine eigenen Beobachtungen bekräftigen.

Das Periplasmodium scheint eine relative Neuerwerbung bei den Angiospermen zu sein; infolgedessen finden wir häufig Übergänge zwischen dem Einwandern ganzer Tapetenzellen und der Bildung von vielkernigen Periplasmodien. Je jünger ferner die Bildung eines Plasmodiums ist, umso später wird sie bei der Mikrosporenbildung in die Erscheinung treten, und umso kürzer ist natürlich der Bestand des Periplasmodiums. Da es sich aber ohne Zweifel um eine für die Pflanze sehr vorteilhafte Progression handelt, wird die Periplasmodiumbildung weiter ausgebaut und auch in frühere Stadien der Mikrosporenentwicklung verlegt. Wir sehen auch hier wieder, daß die Progression in dem Übergang vom zellularen Stadium in das nukleare liegt. Da z. B. diese Progression in sehr verschiedenen Familien auftritt, und sich demgemäß noch nicht in allen Fällen zum rein nuklearen Plasmodium entwickelt hat, sondern die verschiedensten Übergänge aufweist, scheint mir eine strenge Trennung zwischen zellularem und nuklearem Periplasmodiumtypus nicht angebracht zu sein. Ich möchte daher auch solche Bildungen, bei denen die Zellwände mehr oder weniger erhalten bleiben, die Tapetenzellen aber ihren Tapetencharakter aufgegeben haben und ins Pollenfach einwandern, zu den Periplasmodien rechnen.

Unabhängig von den aufgestellten Periplasmodiumtypen, die durch die Zeit der Wandauflösung, durch den Zeitpunkt der Einwanderung und schließlich auch durch die Lebensdauer des Tapetums determiniert werden, ist in jedem Falle für Lonicera ein zeitlich bestimmtes Einwandern der Tapetenzellen und eine verhältnismäßig kurze Lebensdauer des Periplasmodiums festzustellen.

Für die männliche Haploidgeneration ist also zusammenfassend folgendes zu berichten:

1. Simultane Wandbildung nach dem Furchungsschema.
2. Lage der Tetradenkerne tetraederähnlich.
3. Reifes Pollerkorn dreikernig.
4. Exine gut ausgebildet.
5. Entwicklungsstadien innerhalb der langen Anthere oft unregelmäßig.
6. Haploidzahl 18.
7. Echtes Periplasmodium. Vordringen der Tapetenzellen im Stadium der Isolierung der einzelnen Pollenkörner. Degeneration des Periplasmodiums zur Zeit der Ausbildung der Antheridiummutterzelle im Pollenkorn.

Viburnum.

Untersucht wurden Viburnum opulus L., cassinoides, lantana, lentago, venosum und acerifolium. Letztere stellte sich für die folgenden Untersuchungen als ungeeignet heraus, da die weiblichen Sexualorgane fehlgeschlagen und auch die männlichen auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen geblieben waren. Bei den übrigen Arten war der Entwicklungsgang derselbe, so daß es auch hier wieder genügt, ihn im einzelnen an einer der genannten Pflanzen zu beschreiben. Ich möchte noch bemerken, daß ich einige sehr schöne Präparate von ganz jungen männlichen Entwicklungsstadien nach der Färbungsmethode nach Heitz mit Carmin-Essigsäure erhielt.

Einige Entwicklungsdaten.

Viburnum ist eine typische Frühlingspflanze. Ihre oberirdischen Teile sterben bald ab, und während der späteren Hälfte der Vegetationsperiode ist die Weiterentwicklung ausschließlich auf die Wurzel beschränkt. Anfang des Winters sind somit die floralen Sprosse des nächsten Jahres schon angelegt, die Infloreszenz ist deutlich vorhanden und wird von den Blättern der Blütenachse dicht umhüllt.

Um zu ermitteln, auf welchem Stadium die Pflanze in ihre Winterruhe eintritt habe ich ein Material untersucht, das Anfang Dezember bis Mitte Januar des durch seinen außerordentlich warmen Herbst und Winter ausgezeichneten Jahres 1934/35 im Freien eingesammelt wurde. Aus diesem hat sich folgendes ergeben: Die Antheren der Staubblätter sind schon gespalten und ebenso die kurzen Filamente. Das Gynäzeum aber ist auf einem sehr indifferenten Standpunkt stehen geblieben. Die Fruchtblätter sind kurz, an der Basis sowohl untereinander als auch mit der Plazenta nur wenig verwachsen. Die Fruchtfächer sind somit nur angedeutet und sind nicht gegeneinander abgegrenzt, sondern stehen nach oben in weiter Verbindung.

Coulter und Chamberlain heben hervor (1903, S. 31), daß die Staubblätter bei den meisten Frühlingspflanzen während der Anlegungsperiode so weit entwickelt werden, daß das Archespor seine definitive Ausbildung erlangt, und die Pollenmutterzellen somit fertig sind. Eine so weit getriebene Entwicklung habe ich in der Tat bei Viburnum feststellen kön-

nen. In den kleineren und mittleren untersuchten Antheren war freilich das Archespor nur als ein zwar deutlich abgegrenztes Gewebe mit größeren Kernen und dichterem Zytoplasma zu beobachten, und auch eine verschiedenartige Ausbildung der Wandschichten war eingetreten. Die Zellteilungen sind jedoch nicht zu Ende gebracht, nur hin und wieder bildet sich eine Kernspindel aus. Die größten untersuchten Antheren zeigten dagegen ausnahmslos fertige Archespore, manchmal waren sogar die Pollenmutterzellen schon voneinander isoliert und ihre Kerne in Teilung begriffen. Vergleichsweise mag darauf hingewiesen werden, daß nach den Untersuchungen von Cahmberlain (1898, S. 126) bei Hepatica die gesamte Pollenbildung vom September ab bis Eintritt des Frühlings unter der gefrorenen Erde verläuft. Bei Viburnum sind die Pollenkörner gewöhnlich Mitte bis Ende April fertiggestellt.

Untersucht man in ähnlicher Weise die Entwicklungsdaten der Samenanlagen, so stellt sich heraus, daß die Plazenta den ganzen Herbst hindurch in einem völlig indifferenten Zustand verharrt, man wird somit ohne jeden Erfolg sowohl nach Nuzellusanlagen als nach Archesporzellen suchen. Im Frühling zeigten aber die jüngsten beobachteten Blüten am oberen Rand der Plazenta, gerade den Fruchtblättern gegenüber, schwache Ausbuchtungen, in denen unmittelbar unter der Epidermis das Archespor mehr oder weniger deutlich zu sehen war. Dann wachsen die Fruchtblätter in Griffel aus und beginnen sich über der Plazenta zusammenzuschließen. Die weitere Entwicklung der Samenanlagen geht rasch vonstatten. Die Tetradenteilung tritt indessen erst etwa Anfang Mai ein und kann im ganzen genommen Mitte dieses Monats als abgeschlossen angesehen werden. Zu diesem Zeitpunkt haben die Samenanlagen ihre definitive Ausbildung erreicht, die Vorgänge, durch die ihre Lage in den Fruchtfächern bestimmt wird, sind dann schon vorgefallen. Zu gleicher Zeit haben auch die Griffel ihre definitive Länge erhalten. Der völligen Ausbildung des Embryosackes folgt unmittelbar die Befruchtung. Dieselbe scheint im allgemeinen auf die zweite Hälfte im Mai beschränkt zu sein, denn die diesbezüglichen Stadien habe ich auf aus verschiedenen Jahren stammendem Material immer zu dieser Zeit angetroffen. Die Endospermbildung ist Mitte Juni abgeschlossen und setzt unmittelbar nach der Befruchtung ein, nicht aber so die Embryobildung. Die Eizelle fängt nicht eher an sich zu teilen als bis das Endosperm eine zeitlang seine Entwicklung fortgesetzt hat. Der Embryo ist noch bei der Samenreife sehr klein.

Die Makrosporengeneration.

Die bisherige Literatur über die weibliche Haploidgeneration von Viburnum beschäftigt sich nur mit verschiedenen Einzelvorgängen, über die teilweise auch noch irrige Angaben gemacht worden sind. Diese richtigzustellen, und soweit es möglich ist, die fehlenden Angaben zu ergänzen, soll im folgenden versucht werden.

Schon in einem frühen Stadium der Entwicklung der Samenanlage beginnt eine Zelle in dem Gipfel der Samenanlage ein von den umgebenden Zellen abweichendes Aussehen anzunehmen. Anfangs unterscheidet sie sich von den umgebenden Zellen nur durch ihre Größe und durch den etwas größeren Kern. Die sich weiter entwickelnde Archesporzelle wird wie bei den allermeisten Sympetalen — die einzigen Sympetalen, von denen eine bestimmte Angabe vorliegt, daß Schichtzellen gebildet werden, dürften Convolwulus und Cuscuta sein (Peters 1907) — direkt, d. h. ohne Schichtzellen abzutrennen, zur Embryosackmutterzelle (Fig. 1). Diese wird schnell vergrößert, buchtet die Epidermis aus und in den

Zellen derselben treten antikline Teilungen auf. Es wird so ein Nuzellus gebildet, der sich nur aus einer einzigen Zellschicht zusammensetzt, welche die einzig vorhandene große Archesporzelle direkt umschließt. Die Samenanlage gehört also zu dem Sympetalentypus, da sie unitegminat, tenuinuzellat ist, Bezeichnungen, die bekanntlich von Van Tieghem (1898, S. 198) in die embryologische Terminologie eingeführt wurden, der sie folgendermaßen definiert: „Tantôt, en effet, le nucelle est gros, persistant jusqu'après la formation de l'oeuf, à endosperme (— Embryosack) plus ou moins profondément enfoncé; tantôt il est mince, ordinairement réduit sous l'épiderme à une seule file de cellules, et totalement digéré par l'endosperme hiere avant la formation de l'oeuf. Dans le premier cas, l'ovule peut être dit crassinucellé, dans le second ténuinucellé." Die tenuinuzellate Samenanlage wird somit nach Van Tieghem dadurch charakterisiert, daß der Nuzellus 1. aus nur einer Zellenreihe und der Epidermis besteht, 2. vor der Bildung der Eizelle vom Embryosack verdrängt wird.

Es dürfte an dieser Stelle angebracht sein, die Beobachtungen von Dahlgren und Asplund zum Vergleich heranzuziehen. Dahlgren hebt den auffallend großen Nuzellus bei Viburnum hervor, was ihn die Vermutung aussprechen läßt, daß es vielleicht zur Bildung von Deckzellen kommen kann. Asplund will sogar die Bildung einer Schichtzelle bei Viburnum opulus beobachtet haben, ohne allerdings darüber nähere Ausführungen oder Abbildungen zu bringen. Ich möchte die Befunde von Dahlgren und Asplund dahingehend korrigieren, daß ich niemals bei meinen vielen Präparaten einen so großen Nuzellus wie den von Dahlgren angegebenen und auch niemals die Bildung einer Schichtzelle gesehen habe.

Etwa zur Zeit, in der die Umbiegung der Samenanlage so weit fortgeschritten ist, daß der Nuzellus eine horizontale Lage erreicht hat, befindet sich der Kern der Embryosackmutterzelle im ersten Stadium der heterotypischen Prophase. Noch während der Nuzellus in dieser Lage verharrt, wird oft schon ein fertiges Synapsisstadium beobachtet (Fig. 1) und dieses dauert oft noch an, wenn die Umbiegung beendet ist. Unter den folgenden Stadien dauert keines annähernd gleich lang. Nach der Frequenz der verschiedenen Stadien in den Präparaten zu urteilen, dauert das Spiremstadium ziemlich lange, während die Diakinese auffallend schnell vorübergeht.

Die Chromosomenzahl läßt sich am besten in der Diakinese (Fig. 2) feststellen. In dieser Figur sind Schnitte eines diakinetischen Kernes abgebildet, in denen sämtliche Doppelchromosomen enthalten waren: bei Viburnum sind deren 18 vorhanden, somatische Kerne führen somit 36 Chromosomen. Schon vor dem Eintritt der Diakinese zeigen die Nukleolen starke Anzeichen von Desorganisation. Sie werden sehr unregelmäßig und verlieren zum großen Teil ihre Tinktionsfähigkeit. Während der bisher geschilderten Vorgänge hat sich nicht nur das Chromatin des Kernes in charakteristischer Weise entwickelt und der Kern selbst an Größe zugenommen, sondern auch die EMZ vergrößert. Der letzte Abschnitt des Stadiums unmittelbar vor dem Eintritt der Diakinese ist durch die einsetzende Spindelbildung charakterisiert. Die allgemeine Richtung der heterotypischen Spindel ist im Verhältnis zur Form der Zelle eine longitudinale. Die Doppelchromosomen, die anfänglich ohne jede Ordnung unter den Spindelfasern zerstreut lagen, ziehen sich bald zusammen, um die Kernplatte zu bilden. Nachdem sie in dieselbe eingefügt sind, lassen sie noch sämtliche diakinetischen Figuren erkennen. Die Teilung setzt nun ein, und die Tochterchromosomen gehen an die entgegengesetzten Pole. Ihre Form ist jetzt noch stärker kontrahiert als in

der Kernplatte, meistens bilden sie kurze, rundlich gebogene Stäbchen. Erst wenn sämtliche Chromosomen an dem für die Tochterkerne bestimmten Platz gesammelt worden sind, sieht man die Längsspaltung in ihnen eintreten. Nachdem die Teilung beendet ist, entwickelt sich die zwischen den Chromosomengruppen liegende Partie der Spindelfasern auffällig kräftig und hält sich so noch eine zeitlang. Während somit die äquatoriale Zone der Spindelfäden an Stärke zunimmt, trifft betr. der Polspitzen gerade das Gegenteil zu. Diese werden nämlich völlig aufgelöst und verschwinden gänzlich. An ihrer Stelle sieht man indessen eine andere Bildung auftreten. In unmittelbarem Anschluß an die beiden Chromosomengruppen bildet sich je eine große Vakuole (Fig. 3), die bestimmt ist, den Kernraum des Tochterkernes zu liefern.

Zusammenfassend kann ich also sagen: Die heterotypische Teilung setzt ohne Wandbildung ein. Die beiden Tochterkerne sind anfangs von einem sehr kräftigen Spindelrest verbunden, derselbe schwindet aber bald ohne Anzeichen von Zellplattenbildung, und an seiner Stelle tritt eine große Vakuole auf, welche die beiden Kerne auseinander treibt.

Es tritt jetzt die Rückbildung der Spindelpole ein. Dieses zwischen heterotypischer und homoiotypischer Teilung liegende Stadium der Interkinese charakterisiert sich dadurch, daß im Gegensatz zu einer normalen Prophase keine neue Längsspaltung der Chromosome vorgenommen wird, sondern die Längsspaltung aus der Prophase der heterotypischen Teilung die Tochterchromosomen liefert.

In dem an das nur kurze Zeit andauernde Stadium der Interkinese sich anschließenden homoiotypischen Teilungsschritt schwinden die beiden Spindelpole, hier wie bei der vorherigen Teilung, und zwischen den Tochterkernen bildet sich ein kräftiger Restkörper von Verbindungsfäden. Derselbe zeigt niemals Anzeichen von Zellplattenbildung. Auch hier wieder verschwindet wie bei der heterotypischen Teilung der Spindelrest und macht einer großen Vakuole Platz, welche die Tochterkerne auseinandertreibt.

Von Interesse ist es, daß sich bei Viburnum auf keinem Teilungsschritt der Tetradenbildung Anzeichen von einer früher stattgefundenen Wandbildung wahrnehmen lassen.

Die Tetradenteilung ist somit vollendet, und als Resultat finden wir bei Viburnum eine Makrosporentetrade, deren vier Kerne im allgemeinen die gegenseitige Stellung einnehmen, die in der Fig. 4 wiedergegeben ist. Es ist offenbar, daß sie durch die Stellung der homoiotypischen Spindeln in ihrer Lage bestimmt wurden. Verschiebungen kommen indessen oft vor, so daß die Tetradenfigur kein so regelmäßiges Aussehen annimmt wie im vorliegenden Falle. Unmittelbar nach dem Konstituieren der vier Kerne ist das gesamte Zytoplasma feinfädig retikulär bis körnig.

Obgleich wir somit entwicklungsgeschichtlich eine Tetrade vor uns haben, allerdings ohne individualisierte Sporen, stellt dieselbe gleichzeitig in biologischer Hinsicht eine Bildung von völlig anderer Qualität dar: einen Embryosack im Vierkernstadium. Wenn man nun in diesem Falle, wie ja im allgemeinen zu geschehen pflegt, diese Entwicklung so deutet, daß die Makrosporenmutterzelle direkt zur Makrospore oder Embryosack übergegangen ist, so ist andererseits nicht zu vergessen, daß auch in diesem Falle Sporenkerne gebildet werden, die aber eine abweichende Entwicklungsrichtung einschlugen.

Das Vierkernstadium (die Makrosporentetrade) bildet das am längsten ausgedehnte Ruhestadium in der gesamten Embryosackentwicklung. Die Kerne lösen ihre Chromosomen in ein feines Gerüstwerk auf und sind von Plasmafäden umgeben. Diese Struktur im Zytoplasma bleibt bis

kurz vor dem Eintritt der 3. Teilung beibehalten, schwindet aber dann gänzlich.

Inzwischen hat die Degeneration der Nuzellusepidermis begonnen und schreitet nach oben und unten fort. Da die Epidermiszellen plasmaarm sind, lassen sie nach der Degeneration ziemlich unbedeutende Reste zurück, die hauptsächlich den Kernen entstammen.

Im Vierkernstadium liegen die Kerne der beiden Kernpaare meistens nebeneinander, die unteren jedoch bisweilen übereinander. Wenn die Spindelbildung einsetzt, nimmt die Mitte des Embryosacks eine große Vakuole ein, welche die Kernelemente der entgegengesetzten Enden auseinander hält.

Die folgende Entwicklung des Embryosacks bis zur Zellbildung verläuft sehr schnell, die betreffenden Stadien sowohl das Stadium der 3. Teilung als auch das der 8 freien Kerne habe ich in meinen Präparaten niemals auffinden können.

Nachdem die Zellenbildung vollendet ist, liegen wie gewöhnlich im oberen Ende des Embryosacks die Zellen des Eiapparates und der obere Polkern, im unteren die drei Antipoden und der untere Polkern.

Der erste, der nähere Angaben über die Embryosackentwicklung bei Viburnum lieferte, war Hofmeister (1858). Seine Beobachtungen habe ich an anderer Stelle gebracht. Dieselben sind in Anbetracht der damals unvollkommenen Untersuchungsmethoden sehr gut.

Die Synergiden sind gleich nach ihrer Bildung kleine, isodiametrische Zellen mit dichtem Plasma ohne Vakuolen und zentral gelagertem Kern. Bald wird unterhalb des Kerns eine Vakuole gebildet und die Zelle fängt schnell zu wachsen an. Die jungen Synergiden haben meistens eine eckige Form: Kern und Vakuole liegen während des Wachstums der Synergiden immer im unteren Teil. In den befruchtungsreifen Embryosäcken (Fig. 5) sind die Synergiden sehr groß und sind von kugeliger Gestalt.

Die Eizelle liegt ein wenig unterhalb der Synergiden. Anfangs ist sie den jungen Synergiden sehr ähnlich, bekommt aber bald die den Eizellen eigentümliche Form mit einer großen Vakuole, die den oberen größeren Teil der Zelle ausfüllt. Der Kern liegt im Plasma unterhalb der Vakuole. In der Eizelle treten häufig zahlreiche Körner auf, die von Hämatoxylin intensiv schwarz gefärbt werden. Sie dürften aus Eiweißkörpern bestehen. Sie fließen zu Klumpen zusammen, die anfangs unregelmäßig geformt und in der ganzen Plasmamasse zerstreut sind. In der befruchtungsreifen Eizelle bilden sie sehr stark färbbare Körper, die neben dem Kern liegen. Außerdem können ähnliche, aber kleinere Körper an anderen Stellen vorkommen. Sie nehmen oft kernähnliche Struktur an und erschweren Beobachtungen über die Befruchtung. Es ist mir daher, da die Unterscheidung sehr schwierig war, ob ein Spermakern oder ein bzw. eine Sammlung solcher Körper vorliegt, nicht möglich gewesen, einen Spermakern mit Sicherheit im Embryosack zu finden. In dem befruchtungsreifen Embryosack ist die Eizelle größer als die Synergiden und reicht somit weiter nach unten als diese. Meistens liegt der Eikern unmittelbar unter den Synergiden.

Gleich nach vollendeter Zellenbildung im Embryosack oder etwas früher beginnt der untere Polkern längs der Wand des Embryosacks nach oben zu wandern. Die Polkerne treffen gleich unterhalb des Eiapparates zusammen (Fig. 6). Sie bleiben einige Zeit nebeneinanderliegen und verschmelzen, ehe die Eizelle und die Synergiden ihre volle Größe erreicht haben. Im befruchtungsreifen Embryosack ist der Zentralkern sehr groß (Fig. 7). Er hat im allgemeinen einen großen Nukleolus, seltener 2—3 kleinere. In diesen, wie auch in den Nukleolen der übrigen Kerne des

Embryosacks, werden oft ein oder mehrere Körner beobachtet, die stark lichtbrechend sind. Sie werden im Gegensatz zu dem übrigen Teil des Nukleolus von Hämatoxylin nicht gefärbt.

Die Antipoden werden gleichzeitig oder etwas früher als die Zellen des Eiapparates abgegrenzt. Jedenfalls habe ich keinen zeitlichen Unterschied bezüglich der Ausbildung zwischen den beiden Enden des Embryosacks wahrnehmen können.

Die Form und Lage der Antipoden ist innerhalb der Gattung Viburtum sehr verschieden. Der unterste, meistens taschenähnliche Teil des Embryosacks wird von ihnen immer vollständig erfüllt. Bisweilen liegen alle drei Antipoden nebeneinander, und jede Antipode besteht dann aus einem unteren schmalen Teil, der in der Antipodentasche steckt, und einem oberen, erweiterten und abgerundeten Teil, der in den Embryosack hineinragt. Oft reichen nur zwei Antipoden bis zur Basis des Embryosacks. Die dritte ist dann kleiner als die anderen und liegt in gleicher Höhe mit den oberen Teilen der anderen oder zum Teil etwas höher. In einigen Fällen habe ich den untersten taschenähnlichen Teil des Embryosacks von einer einzigen Antipode erfüllt gesehen. Die beiden anderen liegen dann nebeneinander oberhalb dieser oder in gleicher Höhe mit ihrem oberen Teil. Während die Polkerne nebeneinander liegen, werden die Kerne der Antipoden geteilt. Die Teilungen sind mitotisch, ich habe mehrmals Spindeln von ganz typischer Form gesehen. Die Teilungen werden sehr schnell und meistens in allen Antipoden gleichzeitig vollzogen; ein Fall, wo eine Antipode einkernig, die zweite zweikernig ist, während der Kern der dritten eben sich in Teilung befindet, ist in Fig. 8 abgebildet. In jeder Antipode werden im allgemeinen nur zwei Kerne gebildet.

Die Antipoden bleiben im allgemeinen weit hinter den Zellen des Eiapparates zurück, oft ist der Zuwachs sogar sehr unbedeutend. Ihr Plasma ist von Anfang an dicht und stark färbbar, und dicht vor der Befruchtung wird von ihnen Hämatoxylin in hohem Grade gespeichert. Sie treten deutlich in den Präparaten als schwarze Klumpen hervor. Teilweise dürfte die starke Färbbarkeit durch einen großen Gehalt an Eiweißkörpern bedingt sein, aber der Hauptsache nach dadurch, daß das Protoplasma in einem gewissen Stadium gegen die Einwirkung der Färbungsflüssigkeit sehr empfindlich ist. Bisweilen werden alle Antipoden schwarz, bisweilen nur eine oder zwei. Im allgemeinen tritt die große Empfindlichkeit nicht ein, bevor die Antipoden zweikernig geworden sind.

Die Antipoden scheinen die Befruchtung nicht zu überleben und sind mit dem Einsetzen der Endospermbildung verschwunden.

Die Bedeutung der Antipoden im allgemeinen ist bekanntlich der Gegenstand vieler Kontroversen gewesen. Ohne behaupten zu wollen, daß Ei- und Antipodenapparate homologe Gebilde sind, muß ich jedoch in diesem Zusammenhang auf die große Ähnlichkeit aufmerksam machen, die diese beiden Zellkomplexe in ihrer Organisation des öfteren erkennen lassen.

Nicht selten habe ich im Embryosack drei Kerne hintereinander liegen gesehen (Fig. 9), wie solche Eichinger (1907) in ähnlicher Weise bei Adoxa beschreibt: „Der mittlere Kern ist sehr groß und stellt sicher den sekundären Embryosackkern dar. Der zweite Kern liegt am Mikropylarende und kann wohl nur den Eikern darstellen, der dritte hat seinen Platz am Chalazaende und stellt wahrscheinlich einen der drei Antipodenkerne dar, der länger erhalten bleibt als die anderen, von denen keine Spur in den untersuchten Fällen nachzuweisen war." Diese Identifizierung der drei Kerne ist gewiß zutreffend. Bei Bildung der Antipoden

entstehen zwei kleine Zellen (Schwesterkerne), die sich in das untere Ende des Embryosacks einfügen. Diese Zellen gleichen auch darin den Synergiden, daß die Kerne meistens ihr Volumen vermindern und die Tinktionsfähigkeit verändern. Die dritte Antipode ist aber von den zwei übrigen auffällig verschieden, sowohl durch Lage als Größe. Der Kern, der ja ein Schwesterkern des unteren Polkerns ist, entwickelt sich zu einer bedeutenden Größe, und die Zelle selbst wächst auch ganz beträchtlich. Dieser große Antipodenkern dürfte mit Eichingers obenerwähntem „dritten" Kern im Embryosack identisch sein.

Der befruchtungsreife Embryosack ist ziemlich breit, oft beinahe isodiametrisch. Die größte Breite liegt oberhalb der Mitte. Das untere Ende ist schmal und oft zugespitzt, was bisweilen auch beim oberen Ende der Fall ist. Der größte Teil wird von dem Eiapparat eingenommen. Der Zentralkern liegt unmittelbar unterhalb der Eizelle. Zytoplasma kommt reichlich vor. Zu den Seiten des Eiapparates finden sich mehrere kleine Vakuolen.

Wenn der Nuzellus auszuwachsen beginnt, ist er schmäler als der übrige Teil der Samenanlage. Von den zu den Seiten der Nuzellusbasis hervorspringenden Gewebspartien wird das Integument gebildet. Es wächst anfangs sehr langsam, oft ist es noch, wenn der Nuzellus nach oben gerichtet ist, eben im Begriff, nach oben zu wachsen.

Bei den Viburnum-Arten werden große Variationen bezüglich der Geschwindigkeit des Zuwachsens des Integuments angetroffen. Oft reicht es schon, ehe die Umbiegung vollendet ist, eine Strecke längs dem Nuzellus aufwärts. Andererseits hat es bisweilen während der heterotypischen Teilung noch nicht den Gipfel des Nuzellus erreicht.

Der Teil der inneren Epidermis des Integumentes, der an den Embryosack grenzt, ist in der für die meisten Sympetalen charakteristischen Weise ausgebildet. Diese speziell ausgebildete Schicht ist mit vielen Namen belegt worden: Dahlgren (1916) zählt sogar 10 solcher auf, und noch einige dürften es verdienen, erwähnt zu werden, z. B. Endothel (Schwere 1896) und Embryodermis (Magnus 1913).

Dahlgren braucht den Namen „Tapetum". Meistens beginnt dieses früh sich zu entwickeln. Ungefähr zur Zeit des Vierkernstadiums des Embryosacks kann eine radiäre Streckung der Zellen der inneren Epidermis des Integumentes beobachtet werden. Anfangs ist das Plasma dieser Zellen dem der angrenzenden Zellenschichten ähnlich, bald wird es aber dichter und stärker färbbar. Während der Embryosack wächst, treten zahlreiche antikline Teilungen ein, weshalb die Zellen der Mantelschicht sehr schmal werden. Im allgemeinen wird die Mantelschicht gleichzeitig längs dem ganzen Embryosack entwickelt. Die an den Embryosack grenzenden Wände sind mit einer deutlichen Kutikula versehen.

Längs der ganzen bzw. der größten Teile der nach innen gekehrten Flächen der Narbenlappen sind die Epidermiszellen als Narbenpapillen entwickelt. Die Form ist bei den einzelnen Viburnum-Arten stets dieselbe. Die Narbenpapille ist anfangs von einer deutlichen Kutikula bekleidet, die später durch eine Schleimsekretion abgesprengt wird. Wo die Papillenzellen aneinander grenzen, sind ihre Wände verdickt, die frei herausragenden Papillen haben aber ziemlich dünne Wände.

Im obersten Teile des Griffels werden die Einschnitte zwischen den Narbenlappen von drei Spalten fortgesetzt, die zusammen einen Griffelkanal von der oben beschriebenen Form bilden. Die Wände dieses Kanals werden von Epidermiszellen ausgekleidet, die in Form und Größe an die Epidermiszellen der Narbenlappen erinnern, aber eine ebene Schicht bilden.

Schon in den innersten Teilen der Narbenlappen ist eine kleine Zellenpartie als ein leitendes Gewebe mit verdickten Zellenwänden ausgebildet. Im obersten Teil des Griffels werden diese Gewebepartien durch einen Strang von leitendem Gewebe in jedem der drei Teile des Griffelparenchyms fortgesetzt. Im unteren und größeren Teil des Griffels fehlt ein Griffelkanal, und das leitende Gewebe ist als ein „tissu conducteur plein" (Capus 1878) ausgebildet, das den größten Teil des Gewebes zwischen den Gefäßbündeln einnimmt. In Querschnitten hat das leitende Gewebe eine abgerundet dreieckige Form. Die Zellwände sind stark verdickt. Die Außenepidermis des Griffels hat verdickte Wände und wird von einer dicken Kutikula bekleidet. Im oberen Teil des Griffels sind die Zellen des leitenden Gewebes sehr lang, jedoch nie prosenchymatisch. Gegen die Basis des Griffels zu nimmt ihre Länge schnell ab (Guéguin 1902). Das leitende Gewebe im obersten Teil des Fruchtknotens stellt eine unmittelbare Fortsetzung dessen des Griffels dar. Die Zellen sind hier beinahe isodiametrisch, ihre Wände sind dünner als im Griffel. Sie sind auch viel plasmareicher, weshalb das betreffende Gewebe in hämatoxylingefärbten Präparaten als eine dunkle Partie hervortritt. In gleicher Höhe mit den obersten Teilen der Fruchtknotenfächer breitet es sich aus.

Dasjenige Gefäßbündel, das in den Funikulus geht, wird von einem wenigzelligen Streifen leitenden Gewebes begleitet. Die Epidermis des basalen Teiles des Funikulus ist papillös und erinnert an den papillentragenden Teil der Narbenepidermis; jedoch sind die Funikularpapillen kleiner als die Narbenpapillen.

An dieser Stelle mögen auch einige Anomalien, die sich oberhalb des Embryosacks beobachten ließen, Erwähnung finden.

In den vegetativen Teilen der höheren Pflanzen kennen wir bisher ein regelmäßiges Vorkommen von mehrkernigen Zellen nur in den Tapetenzellen der Antheren. Wir wissen, daß diese Mehrkernigkeit auf mitotischem Wege entsteht und zum Teil spätere Kernverschmelzungen in den mehrkernigen Zellen im Gefolge hat.

Es dürfte daher das regelmäßige Vorkommen derartiger mehrkerniger Zellen in anderen vegetativen Teilen der höheren Pflanzen von Interesse sein, umso mehr, als die Erscheinungen viele Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Kerne in den Tapetenzellen zeigen.

Die nachstehenden Beobachtungen wurden an Viburnum opulus L., cassinoides, Lantana, lentago, venosum und acerifolium gemacht; sie verhalten sich bei allen Arten gleich, so daß es genügt, sie im einzelnen an einer zu beschreiben.

Bei Viburnum haben wir einen der Anlage nach dreifächerigen Fruchtknoten, aber zwei Fächer schlagen frühzeitig fehl, so daß er im ausgebildeten Zustande einfächerig ist, mit einer einzigen Samenanlage.

Auf dem Längsschnitt durch den Fruchtknoten unterscheiden wir das kleinzellige Narbengewebe, und zwar entspricht jeder Samenanlage ein Narbenpolster, von diesem führt ein Griffelkanal nach der zugehörigen Samenanlage. Der Griffelkanal ist von einer einzelligen Tapetenschicht ausgekleidet, deren Zellen nach dem Kanallumen meistens papillös vorgewölbt sind. Sowohl um die Mitte des Griffelkanals sowie am Grunde desselben und auch mehr oder weniger entfernt von ihm liegen um die Tapetenschicht herum eine Anzahl großer Zellen, die eine verschieden große Anzahl großer Kerne führen (Phot. 1 u. 2). Ich habe bis zu 16 Kerne in einer Zelle feststellen können. Schürhoff (1916) hat ähnliche Beobachtungen bei Sambucus gemacht, wo er das regelmäßige Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen beschreibt: „In einzelnen Fäl-

len kommt es auch zur Verschmelzung dieser Kerne; doch scheint dieser Vorgang sehr langsam und relativ wenig häufig vor sich zu gehen, denn einerseits findet man immer verhältnismäßig wenig zu Ende geführte Kernverschmelzungen gegenüber der übergroßen Anzahl zweikerniger Zellen und andererseits treten die zweikernigen Zellen bereits auf, wenn der Embryosack noch einkernig ist und finden sich fast ebenso häufig vor, wenn der Embryosack befruchtungsreif geworden ist."

Ob bei Viburnum Kernverschmelzungen vorkommen, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, jedenfalls habe ich niemals eine solche feststellen können. Auch Einzelheiten, wie sie Schürhoff betreffs der Degeneration des Phragmoplasten sowie der Entstehung mehrkerniger Zellen schildert, sind mir in meinen Präparaten nicht zu Gesicht gekommen. Es ist aber anzunehmen, daß die diesbezüglichen Verhältnisse bei Sambucus ebenso gut für Viburnum zutreffen. Schürhoff berichtet darüber wie folgt: „Von Interesse sind die zweikernigen Zellen auch durch die Art der Degeneration des Phragmoplasten. Während dieser bei den Teilungen im Embryosack, wie sich bequem an Liliaceenmaterial beobachten läßt, verhältnismäßig schnell verschwindet, indem sich die Verbindungsfäden der Tochterkerne restlos im Zytoplasma auflösen, bleibt er bei unseren zweikernigen Zellen sehr lange nachweisbar, da die Verbindungsfäden sehr bald eine körnige Struktur annehmen und als dichte, körnige, stark färbbare Plasmamasse sehr lange die beiden Kerne umschließen."

Gehen wir jetzt zu den Einzelheiten der Entstehung dieser zweikernigen Zellen über, so ist in erster Linie festzustellen, daß sie auf mitotischem Wege entstehen. Diese Mitosen zeigen sich gegenüber den normalen diploiden Mitosen bereits wesentlich vergrößert, was auf ein voraufgegangenes Kernwachstum zurückzuführen ist.

Der Phragmoplast wird in normaler Weise angelegt, doch kommt es nicht zur Anlage einer Zellplatte; bei der Telophase nähern sich die Tochterkerne und der Phragmoplast beginnt zu degenerieren. Der degenerierende Phragmoplast färbt sich mit Safraninwasserblau rein blau, bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin findet man zuerst, daß mehrere Fäden des Phragmoplasten sich zusammenlegen, ehe die körnige Degeneration durchgeführt wird; man sieht dann verhältnismäßig dicke Spindelfasern bzw. Teile derselben, die wirr durcheinander verlaufen und sich verfilzen; es scheint mir, daß die von Meves in den Tapetenzellen von Nymphaea alba beschriebenen Mitochondrien nichts anderes vorstellen als den degenerierenden Phragmoplasten der zweikernigen Tapetenzellen. Ganz besonders seine Angabe, daß diese Mitochondrien an einer oder zwei Stellen zu dichten Schläuchen zusammengeballt seien, stimmt mit den Erscheinungen des degenerierenden Phragmoplasten vollkommen überein. Wenn Meves betont, daß es sich bei seinen Bildern nicht um Kinoplasmafasern im Sinne Strasburgers handeln könne, da in seinen Präparaten nur Tapetenzellen mit ruhendem Kern vorgelegen hätten, so ist auch für unseren Fall typisch, daß Kernteilungen verhältnismäßig recht selten auftreten, aber die Degeneration des Phragmoplasten so langsam fortschreitet, daß fast in jeder Zelle noch in mehr oder minder deutlicher Weise die Reste des Phragmoplasten nachzuweisen sind. Zudem spricht die baldige Degeneration der Tapetenzellen sehr gegen eine Ausbildung von Mitochondrien. Aber auch die beiden von Meves (1909) gegebenen Bilder lassen eine Deutung zu degenerierenden Phragmoplasten sehr gut zu, denn die Anhäufungen der Fäden liegen genau so an den Stellen, wo sich die Reste des Phragmoplasten vorfinden müßten; seine Fig. 2 zeigt eine zweikernige Zelle in Seitenansicht und Fig. 1 dürfte nur als eine zweikernige Zelle in Polansicht anzusprechen sein.

In einzelnen Fällen läßt sich feststellen, daß der Phragmoplast, bevor er zur körnigen Degeneration übergeht, sich in der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen etwas zusammenschnürt, während bekanntlich sonst der Phragmoplast das Bestreben hat, sich in der Mitte am meisten auszudehnen.

Bei Beginn der Degeneration des Phragmoplasten enthält die Zelle in der Mitte die beiden Zellkerne, die durch ein dichtes körniges Plasma verbunden sind; in diesem Plasma sind weder eine Zellplattenanlage noch Reste der Struktur des Phragmoplasten erkennbar (Abb. 6). Das übrige Plasma der Zelle ist nur wenig gefärbt und enthält zahlreiche Vakuolen. In späteren Stadien rücken die Kerne noch mehr auseinander und die körnige Zytoplasmaansammlung verschwindet mehr oder weniger. Die Kerne bleiben meist in diesem Stadium erhalten, bis eine Degeneration nach erfolgter Reifung eintritt.

Einige der Doppelkerne legen sich auch so dicht aneinander, daß nur mit Mühe zu erkennen ist, daß es sich wirklich noch um zwei völlig selbständige Kerne handelt. Endlich gehen manche Kerne tatsächlich miteinander eine Verschmelzung ein. Ein solches Verschmelzungsprodukt ist sofort an seiner besonderen Größe zu erkennen, ferner an der erhöhten Anzahl der Nukleolen und endlich daran, daß sich in der sehr großen Zelle nur ein einziger Kern befindet. Im allgemeinen zeigen die großen Schwesterkerne entweder ein besonders großes Kernkörperchen oder zwei etwas kleinere, die aber meistens unter sich ziemlich gleich groß sind. Die verschmolzenen Kerne besitzen infolgedessen gewöhnlich vier einigermaßen gleich große Kernkörperchen oder drei, von denen sich eins durch seine besondere Größe auszeichnet.

Die Kerne der zweikernigen Zellen teilen sich nicht mehr, auch nicht, wenn sie zu einem Großkern verschmolzen sind. Wenigstens wurde eine derartige Teilung eines syndiploiden Kerns, die an der erhöhten Chromosomenzahl hätte kenntlich sein müssen, bei meinen immerhin recht zahlreichen Präparaten nicht beobachtet. Unwahrscheinlich wäre dies jedoch von vornherein nicht, da sich bekanntlich die syndiploiden Kerne der Tapetenzellen gelegentlich teilen.

Die Anlage der vielkernigen Zellen muß wohl sehr früh erfolgen; jedenfalls waren sie schon völlig ausgebildet, wenn sich der Embryosack noch im vierkernigen Stadium (Makrosporentetrade) befindet, und sie bleiben auf ihrer Entwicklungsstufe stehen, wenn der Embryosack schon befruchtet worden und die Endospermbildung im vollen Gange ist. Eine Degeneration dieser Zellen habe ich selbst in ganz späten Stadien niemals wahrnehmen können, im Gegensatz zu den zweikernigen Zellen bei Sambucus, wo Schürhoff die Degeneration dieser Zellen nach erfolgter Befruchtung des Embryosacks beschreibt. Der Vorgang soll sich in der Weise äußern, daß das Zytoplasma dieser Zellen sich verringert, die Kerne nehmen an Größe ab und zeigen eine dichtere Struktur, bis alles Zytoplasma aus der Zelle geschwunden ist und nur noch zwei färbbare kleine Klumpen die Reste der ehemaligen Zellkerne anzeigen. Schürhoff schließt aus dem Vorgang der Degeneration, daß in diesen Zellen trotz der verhältnismäßig langen Lebensdauer nur eine sehr geringe Tendenz zu einer Kernverschmelzung besteht.

Ein solches Verhalten steht übrigens ganz im Einklang mit unseren bisherigen Erfahrungen; auch Strasburger betont, daß Kernverschmelzungen in solchen Geweben, die aus irgend welchem ontogenetisch nicht geregeltem Grunde mehrkernig werden, nur schwer erfolgen; er führt hier u. a. die Tapetenzellen der Antheren, sowie die Endospermen der Angiospermen an. Doch haben wir als wesentlichen Unter-

schied im Auge zu behalten, daß Kernverschmelzungen in meristematischen zweikernigen Zellen relativ leicht vor sich gehen. Daher erklärt sich auch, weshalb in chloralisierten Wurzelspitzen sich leicht Kernverschmelzungen erzielen lassen, und auch Schürhoff (1916) konnte auch in der Wurzelspitze von Asparagus regelmäßig vorkommende Kernverschmelzungen feststellen. „Die Mehrkernigkeit ist selbst an sich ein Anstoß zu Vorgängen, welche zur Kernverschmelzung führen. Wie alle physiologischen Vorgänge, sind auch diese Vorgänge von physiologischen äußeren und inneren Bedingungen der Zelle abhängig. Sie werden am leichtesten in meristematischen Zellen realisiert, da man hier die Kerne auch am leichtesten verschmelzen sieht. Sie erfordern einen bestimmten physiologischen Zustand der Beziehungen zwischen dem Kern und dem Zytoplasma, da wir feststellen konnten, daß Kerne, welche sich zur Teilung eben vorbereiten, sich voneinander abstoßen können und daher nicht verschmelzen, worin jedoch manche spezifische Unterschiede festgestellt werden können." (Nemec 1910.)

Über die Funktion der vielkernigen Zellen bzw. ihre biologische Bedeutung läßt sich zwar auf Grund des histologischen Befundes kein endgültiges Urteil fällen, doch scheint es mir außer Zweifel zu sein, daß sie eine in der Hauptsache sekretorische Tätigkeit ausüben. Hierbei schließe ich mich ganz der Meinung Schürhoffs an, der seinen zweikernigen Zellen bei Sambucus ebenfalls sekretorische Eigenschaften zuschreibt. Dafür sprechen ihr großer Reichtum an Zytoplasma und ihre relativ großen Kerne, sowie vor allem ihre Lage an den Wandzellen des Griffelkanals. Wir können annehmen, daß die sekretorische Tätigkeit dieser Drüsenzellen, wenn wir sie als solche bezeichnen wollen, in unmittelbarem Zusammenhange mit der Keimung des Pollenschlauches steht, wahrscheinlich wird von den Drüsenzellen ein Sekret geliefert, welches auf den Pollenschlauch positiv chemotropisch wirkt; denn daß nur Schleim produziert werden sollte, wie es im allgemeinen die Wandzellen des Griffelkanals tun, können wir kaum annehmen, da kein Grund vorliegt, weshalb die Griffelkanalzellen auf diese sekretorische Tätigkeit verzichtet haben sollten. Wie dem auch sei, soviel dürfte ohne Zweifel feststehen, daß den vielkernigen Zellen eine relativ hohe sekretorische Tätigkeit zukommt.

Im Zusammenhange mit dieser biologischen Bedeutung dürfte auch die Vielkernigkeit eine Erklärung finden. Bekanntlich nimmt in intensiv sekretorisch tätigen Zellen der Kern häufig eine amöbenförmige Struktur, die auch bei unseren Schwesterkernen häufig vorkommt, an. „Die Oberfläche mehrerer selbständiger kugeliger Kerne ist jedoch größer als jene eines einzigen ähnlich gestalteten Kerns, der durch ihre Verschmelzung entstanden ist. Daher es möglich wäre, daß durch Kernverschmelzungen die Intensität der Beziehungen zwischen dem Kern und Zytoplasma herabgesetzt wird, so daß durch die Kernverschmelzung und Veränderung der Kernform der Zelle die Möglichkeit gegeben ist, bei gleichbleibender Kernmasse, eventuell bei gleichbleibender Chromosomenzahl, die Intensität der Kernfunktion (soweit sie durch die Größe der Kernoberfläche bedingt wird) zu regulieren." (Nemec 1910, S. 427.)

Es dürfte sich also mit größter Wahrscheinlichkeit bei diesen vielkernigen Drüsenzellen um das Bestreben handeln, das Verhältnis von Kernoberfläche zu Kernmasse und Zellgröße günstiger zu gestalten.

Eine völlig entgegengesetzte Ansicht vertritt Familler (1896), der die vielkernigen Zellen als verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane ansieht. Nach seiner Meinung kommen diese dadurch zustande, daß „indem die Samenknospe wohl noch angelegt wird, die Embryosackmutterzelle

aber schon in ihrer Entwicklung gehemmt wird, der Embryosack sich wohl noch bildet, aber die Integumentbildung fast ganz unterbleibt. Die Kleinheit der Nebenfächer sowie die eigentümliche Verwachsung der Samenknospen untereinander und die hohe Lage der Fächer haben wohl zu der Annahme geführt, daß bei Viburnum zwei Fächer so vollständig verkümmerten, daß keine Samenknospen in ihnen angelegt wurden. Tatsächlich aber finden sich in den zwei kleinen Nebenfächern bis kurz nach der Befruchtung der einen großen Samenanlage immer die Anlagen mehrerer Ovula.

Der Embryosack ist dabei nur von einem aus ein bis zwei Zellreihen bestehenden Nuzellus umgeben, ein Integument wird nicht mehr ausgebildet oder ist nur durch ein bis zwei Zellen am Grunde angedeutet. Oftmals verwächst das Nucellargewebe angrenzender Anlagen miteinander und füllt das ganze Ovarium so aus, daß kein Raum mehr zwischen den Anlagen und der Ovarwand bleibt. Die beiden Nebenfächer stehen dabei so hoch über dem fruchtbaren Fache, daß man zwischen dem oberen Rande desselben und der untersten Zellenlage der verkümmerten Fächer noch 10—12 Zellreihen eingeschoben findet. Bald nach der Befruchtung der einzelnen Anlage werden diese kleinen Anlagen aufgelöst und in der jungen Frucht ist ihre Lage nur mehr als ein kleiner Hohlraum kenntlich, der dann allmählich zusammengedrückt wird.".

Dieser allgemeinen Schilderung der Entstehung der verkümmerten Samenanlage läßt nun Familler seine Untersuchungsergebnisse bei den verschiedenen Viburnum-Arten folgen. Dabei weist Viburnum lantana L. die größte Anzahl von verkümmerten Samenanlagen auf. Es waren deren bis zu 7 zu zählen, wobei die oberen Anlagen paarweise nebeneinander liegen, indes die unterste allein die Reihe schließt. Meist sind die einzelnen Anlagen mit ihrem Nucellargewebe ganz miteinander verwachsen und dadurch der ganze Raum des Fruchtfaches so vollständig ausgefüllt, daß man nur an kleinen Stellen eine Schwellung von der Fruchtknotenwand bemerken kann. Die Zellkerne dieser Embryosäcke hatten sich anormal öfter geteilt, so daß man bis zu 16 Kernen in einem Embryosack zählen konnte, und hatten sich auch mehr am Rande des ganzen Embryosacks verteilt, statt in der normalen Lage zu bleiben. Viburnum opulus, wo nach Goebel (1886) die Corollen der peripherischen Blüten vergrößert, dafür die Sexualorgane fehlgeschlagen sind, zeigte meist nur drei Samenknospen in jedem sterilen Fache, der Zellkerne waren hier nur 8, aber sie hatten sich auch vielfach so verteilt, daß zwei Kerne an der Spitze des Embryosacks und je drei auf den beiden Seiten sich befanden. Viburnum Lentago L. zeigte in jedem Fache 3 verhältnismäßig größere Samenanlagen mit einem den ganzen Ovarraum vollständig ausfüllenden Nucellargewebe. Viburnum Tinus L. zeigte 4—6 verkümmerte Anlagen in jedem Fache in zwei Reihen etwas schief nach außen geordnet. Viburnum cuneiforme besaß nur 2 voneinander getrennte Anlagen in jedem Fache, aber sehr klein ausgebildet und oft auch nur 4 Zellkerne in den Embryosäcken. Die Fächer selbst auch sind kleiner als bei den übrigen untersuchten Arten. Viburnum cotinifolium D. Dou hat in jedem der ebenfalls kleinen Nebenfächer nur 3 Samenknospen in einer Reihe von oben nach unten geordnet, die oberste davon noch am besten entwickelt, die unterste derselben vielfach ganz rudimentär. Der Nucellus besteht nur aus einer schwach entwickelten Zellreihe. Viburnum tomentosum Thbg. hat 3 gleich entwickelte Samenanlagen in jedem Fache, deren Nucellus verhältnismäßig stark ausgebildet ist durch zwei Zellreihen, wodurch der ganze Raum der Ovarhöhle ausgefüllt ist.

Wie man hieraus ersieht, hat Familler also bis zu 16 Kernen in den

Zellen zählen können, eine Zahl übrigens, die mit der von mir festgestellten vollkommen übereinstimmt. Die Ansicht Famillers jedoch, daß es sich bei diesen Zellen um verkümmerte oder umgebildete Samenanlagen handele, können wir nicht teilen, da die Gründe, die er für seine Behauptung angibt, uns nicht recht überzeugen können. Wir sind dagegen der Meinung, daß, solange von diesen vielkernigen Zellen Teilungsstadien in einwandfreier Weise nicht erbracht werden können, die Entscheidung darüber, ob wir es mit rudimentären Samenanlagen zu tun haben, solange noch offen gelassen werden muß.

Die Weiterentwicklung des Embryosacks ist von der Befruchtung abhängig. Hierbei verschmelzen die Spermakerne, die aus dem Pollenschlauch in die Mikropyle gelangen, mit dem Eikern, bzw. sekundären Embryosackkern (Doppelbefruchtung). Die Befruchtung des sekundären Embryosackkerns erfolgt sehr bald und ihr Produkt ist der Endospermkern (Phot. 3), während diejenige des Eikerns sehr spät eintritt. Auf dem Bilde sehen wir, daß eine Synergide zerstört ist; an deren Stelle liegt eine dunkle, strukturlose Substanz. Die Antipoden waren zur Zeit der Befruchtung regelmäßig verschwunden; sie scheinen sich also nur kurze Zeit während der Embryosackreife zu halten.

Die erste Teilung des Endospermkerns erfolgt noch in der Nähe der Eizelle (Fig. 10), während die durch die weiteren freien Kernteilungen gebildeten 4, 8, 16 und mehr freien Kerne sich an die ganze innere Wandung des nun vergrößerten Embryosacks lagern (Phot. 4) und von diesem protoplasmatischen Wandbelag aus, schließlich den ganzen Embryosack mit in stark vakuoligem Protoplasma eingebetteten zahlreichen Kernen füllen (Fig. 11). Erst jetzt findet durch Bildung der Zellwände die simultane Zellbildung statt, und der ganze Embryosack ist von einem großmaschigen Gewebe mit großkernigen Zellen erfüllt. Bei dem nun weiter erfolgenden Wachstum des Endosperms werden die Tapetenschicht, sowie auch die übrigen inneren Schichten des Integumentes resorbiert. Durch Kernteilungen tritt eine Vermehrung von Zellen auf, teils erscheinen mehrkernige Zellen oder Kerne mit mehreren Nukleolen.

Die befruchtete Eizelle kennzeichnet sich durch einen großen Kern und reichliches Plasma. Im allgemeinen dauert es noch geraume Zeit, bis das Ei seine Teilungen anfängt. Das Endosperm hat immer einen großen Vorsprung in der Entwicklung.

Die Embryoentwicklung für sich ist von keinem speziellen Interesse. Es entsteht nie ein langer Embryoträger. Die erste Teilung ist transversal. Die hierdurch gebildete Basalzelle vergrößert sich oft recht beträchtlich. Die zweite Teilung verläuft in der Scheitelzelle ebenfalls transversal, wodurch eine kurze Reihe von drei Zellen entsteht (Fig. 12). Die hierauf folgenden Teilungen spielen sich in der neuen Scheitelzelle mehr oder weniger vertikal ab, wodurch eine Quadrantenteilung derselben bewirkt wird. In derselben Weise werden nachher auch in den basalen Zellen vertikale Wände eingeschaltet und dann treten noch in ihnen Querteilungen auf (Fig. 13 a und b). Der fertige Embryoträger setzt sich schließlich aus bis acht Etagen mit ursprünglich je vier Zellen zusammen. Durch gegenseitige Verschiebungen seiner Zellen und noch hinzutretende Teilungen bildet er sich aber meistens in einen im Querschnitt mehrschichtigen, kurzen Gewebestrang aus, in welchem die regelmäßige Zellanordnung nicht weiter besonders auffällt.

Die Mikrosporengeneration.

Die frühe Entwicklung der Staubblätter habe ich schon an anderer Stelle eingehend behandelt. Ich werde somit hier nur die Ausbildung der

Antheren kurz beschreiben. In sehr jungen Staubblättern ist das Archespor als eine Gruppe von Zellen ersichtlich, die sehr inhaltsreich sind und die größere mit lockerem Chromatingerüst versehene Kerne aufweisen als die umgebenden Gewebekerne. Das Archespor ist nach außen von vier Zellschichten umgeben, die schon frühzeitig eine verschiedene Ausbildung verraten. Die zwei äußeren, die Epidermis und das zukünftige Endothecium, sind einander noch ziemlich gleichartig und der Plasmagehalt ist hier gering. Dasselbe trifft auch für die dritte Zellschicht zu, deren Zellen jedoch tangential stark abgeplattet sind und daher gestreckte zylindrische Kerne besitzen. Die innerste Schicht ist der Hauptsache nach den Archesporzellen sehr ähnlich. Der Zellinhalt ist sehr reich und die Kerne groß. Es ist dies die Schicht, die später in die Tapete verwandelt wird. Die nächst größere abgeplattete wird sehr früh verdrängt, ohne Anzeichen einer speziell nutritiven Funktion gezeigt zu haben. Bei fortschreitender Entwicklung sind im allgemeinen von dieser Zellschicht nur noch die desorganisierten Kerne zu sehen, und die PMZ haben schon die Entwicklung angefangen, die zur Bildung der Pollenkörner führt. Wenn sie in Prophasen der Teilung eintreten, zeigen auch die Kerne der Tapetenzellen Anzeichen von Veränderungen. Das Archespor ist an Umfang gewachsen und die Tapetenschicht muß sich daher ausdehnen. Dies wird dadurch erreicht, daß die Zellen ihr Volumen durch Kernteilungen vergrößern. Die Tapetenzellen werden dann zweikernig. Wenn die Tetradenteilung vollendet ist, haben die Tapetenzellen ihre kräftigste Entwicklung erreicht. Die Kerne haben dann eine auffällige Größe, und ihr Chromatin ist in eine fast undurchsichtige kompakte Masse verwandelt, die sehr intensiv Farbstoffe speichert. Ohnedies ist das Zytoplasma sehr dicht geworden. Die einzelnen Zellen buchten sich etwas unregelmäßig in den Antherenraum hinein (Phot. 5 u. 6) und es ist deutlich, daß ihre nutritive Tätigkeit zu dieser Zeit sehr kräftig ist. Die jungen Pollenkörner wachsen, und ihre Exine wird angelegt, wofür anscheinend beträchtliche Nahrungsmengen beansprucht werden. Wenn die Entwicklung innerhalb der Pollenkörner selbst einsetzt, sind im allgemeinen der Inhalt der Tapetenzellen völlig resorbiert, während ihre Wände erhalten geblieben sind. Daß die Tapetenzellen ohne vorhergehende Gestaltsveränderung oder Wandauflösung ihren Inhalt entleeren, habe ich bei allen untersuchten Viburnum-Arten feststellen können. In den Pollensäcken treten oft zwischen den Pollenkörnern geformte Substanzen auf, öfters von netz- oder wabenförmiger Struktur. Nach ihrem Verhalten gegen Färbemittel zu schließen, sind sie nicht plasmatischer Natur, sondern eher mit den Zellwandstoffen verwandt. Wahrscheinlich waren sie in der lebenden Pflanze in gelöster Form da und sind bei der Fixierung ausgefällt worden. Jedoch werden sie oft bei verschiedenen Entwicklungsstadien in verschiedenen Formen ausgefällt. Zum Teil dürften solche Substanzen aus den aufgelösten Zellwandkomplexen der Tetraden stammen. Da sie jedoch oft in späteren Stadien in gesteigerter Menge auftreten, muß auch eine Sekretion aus der Tapetenschicht angenommen werden.

Ähnliche Beobachtungen machte schon Juel (1915) bei Viburnum lantana L. „Von dieser Art hatte ich nur ältere Antheren mit fast reifen Pollenkörnern und mit Verdickungsleisten in der fibrösen Zellschicht untersucht. In einigen sind die Tapetenzellen noch vollkommen erhalten, sie sind aber ziemlich flach und enthalten fast kein Plasma. In anderen sind sie ganz zusammengedrückt und bilden eine dünne Haut, in welcher hier und da die schwarzen Kernreste eingeschlossen liegen. Also kein Periplasmodium."

Schnarf (1929) bezeichnet das Verhalten des Antherentapetums bei Viburnum als amöboid.

Nach Juel (1915) können als extreme Fälle bei der Auflösung der Tapetenschicht in den Pollensäcken der Angiospermen betrachtet werden einerseits die Periplasmodiumbildung, andererseits die Entleerung der Tapetenzellen ohne vorhergehende Wandauflösung oder Gestaltveränderung. Zwischen diesen Extremen gibt es aber einige Zwischenstufen.

Während man bisher von einem Periplasmodium nur dann sprach, wenn das Tapetum nach Auflösung der Zellgrenzen eine einheitliche Masse bildete, in der die Kerne regellos zerstreut lagen, rechnet Schürhoff (1926) auch solche Bildungen, bei denen Zellwände mehr oder weniger erhalten bleiben, die Tapetenzellen aber ihren Tapetencharakter aufgeben und ins Pollenfach einwandern, ebenfalls zu den Periplasmodien. Dieser Ansicht Schürhoffs möchten wir uns anschließen. Obgleich wir also bei Viburnum kein echtes Periplasmodium haben, zeigen jedoch die Tapetenzellen deutliche Veränderungen, die daran erinnern.

Die Tetradenteilung der PMZ zeigt einen Entwicklungsverlauf, der im großen und ganzen mit dem oben für die EMZ beschriebenen übereinstimmt.

Beginnen wir mit dem Stadium der Synapsis. Da es nicht meine Aufgabe ist, die speziellen Vorgänge bei der Synapsis nachzuprüfen, so kann ich mich mit der Angabe begnügen, daß das Synapsisknäuel zur Zeit der stärksten Konzentration so groß ist wie das Kernkörperchen (Fig. 14). Es unterscheidet sich von diesem dadurch, daß es sowohl mit Hämatoxylin als auch mit Safranin eine intensivere Färbung als das Kernkörperchen annimmt.

Unmittelbar an die Synapsis schließt sich die Diakinese an, die relativ häufig angetroffen wurde (Fig. 15). Es gelang aus diesem Stadium mit Sicherheit die Haploidzahl 18 zu ermitteln. Die Gemini lagen manchmal so eng aneinander, daß man sie nicht unterscheiden konnte; es waren vielmehr fast durchgehend 18 punktförmige bzw. rundliche Chromosomen zu erkennen.

Von den allotypischen Teilungen lag mir eine große Serie von Präparaten vor. Die heterotypische Teilung (Fig. 16—18) zeigte keine Besonderheiten; es mag nur hervorgehoben werden, daß im Stadium der Kernplatte (Fig. 16) die Anzahl der Chromosomen nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden konnte, da entweder die einzelnen Chromosomen sich überdeckten oder durch die V-förmige Auseinanderspreizung leicht Veranlassung gaben, doppelt gezählt zu werden.

Nach der Interkinese (Fig. 19) folgt die homoiotypische Teilung (Fig. 20). Auch bei dieser sind die Spindeln sehr deutlich zu erkennen, so daß man ihre Lage zueinander gut erkennen kann. Meistens kreuzen sich die Spindeln, nur selten liegen sie parallel; aber gerade diese Fälle sind von Bedeutung, weil sich an ihnen feststellen läßt, daß nach der heterotypischen Teilung keine Zellwand gebildet wird. Die Teilung der Pollenmutterzellen erfolgt also nach dem nukleären Typus, den wir gewöhnlich als den Dikotyledonentypus bezeichnen.

Nachdem nun die vier Mikrosporenkerne gebildet sind, ist von einem Phragmoplasten in der Pollenmutterzelle nichts mehr zu sehen. Man bemerkt aber nunmehr, daß eine Zellplattenanlage von der Peripherie aus zentripetal angelegt wird, so daß also der Vorgang der Tetradenbildung nach dem simultanen Furchungstypus erfolgt. Die jungen Tetradenzellen werden noch von der Membran der Pollenmutterzelle umschlossen, die jedoch bald verschleimt und stark quillt, während sie gleichzeitig an Färbungsvermögen einbüßt. Wir beobachteten in dem gleichen

Antherenfache, daß einzelne Tetraden noch deutlich von der Membran der Pollenmutterzelle umschlossen waren, während gleichzeitig andere Tetraden desselben Faches keine Membran der Mutterzelle mehr erkennen ließen. Hieraus können wir den Schluß ziehen, daß der Vorgang der Auflösung der Membran der Pollenmutterzelle relativ rasch vor sich geht.

Sobald die jungen Pollenkörner frei im Antherenfache liegen, bemerkt man an ihnen die Anlage der Exine, die nach Wille (1886) bei Viburnum opulus durch Neubildung entsteht. Nunmehr verlieren sie ihre Tetraederform und nehmen ganz unregelmäßige Gestalt an, während sich die Exine immer kräftiger entwickelt.

Das nächst typische Stadium, welches als Vakuolenstadium (Fig. 21) bezeichnet wird, zeigt uns die Pollenkörner vollkommen abgerundet und mit einer großen Vakuole versehen, während das Zytoplasma sich nur an der Peripherie vorfindet. Auch der Kern des Pollenkornes ist wandständig und wird von einer dünnen Schicht von Zytoplasma umgeben. Entweder im frühen Vakuolenstadium oder schon beim Übergang des Faltungsstadiums zum Vakuolenstadium findet die Teilung des primären Pollenkorns statt. Die entstehenden Kerne liegen eng nebeneinander im zytoplasmatischen Wandbelag.

Jetzt setzt eine weitere Vergrößerung der Pollenkörner ein, bei der ein Dickerwerden der Exine zu beobachten ist; gleichzeitig verändert sich die Form der Pollenkörner, indem diese mehr oder weniger dreieckig im Querschnitt werden und an den Ecken kleine Vorwölbungen für den späteren Austritt des Pollenschlauches erkennen lassen. Auch der Inhalt der Pollenkörner zeigt jetzt wesentliche Veränderungen. Das ganze Pollenkorn füllt sich dicht mit Zytoplasma, in dessen Mitte der außerordentlich große vegetative und der wesentlich kleinere generative Kern liegt (Fig. 22).

In späteren Stadien, die an der lappenförmigen Umgrenzung des Pollenkorns kenntlich sind, beobachten wir, daß der generative Kern an Größe merklich zugenommen hat und die Chromosomen in ihm schon zu erkennen sind. Eine Abgrenzung von Zytoplasma für den generativen Kern läßt sich niemals feststellen. Die nun folgende Teilung des generativen Kerns bildet keine Besonderheiten; hervorzuheben ist, daß unmittelbar nach der Teilung die Kerne nahe beieinander liegen und sich nicht gegen das Zytoplasma des Pollenkorns abgegrenzt zeigen. Der vegetative Kern büßt bereits in diesem Stadium wesentlich an Färbbarkeit ein. Fig. 23 zeigt uns ein reifes Pollenkorn. Der vegetative Kern läßt kein Kernkörperchen und keine Kernmembran mehr erkennen; es liegen somit bereits alle Anzeichen der baldigen Desorganisation vor. Die beiden generativen Kerne erscheinen von eiförmiger an einer Seite zugespitzter Form.

Wenn die Pollenkörner auf die Narben gelangt sind, fangen sie sogleich zu keimen an. Die Austrittsstelle des Pollenschlauches ist durch eine kleine höckerartige Ausstülpung mitten auf den unverdickten Zwischenhäuten bestimmt. Da die durch die Griffel hinabdringenden Schläuche stets bald einer starken Deformierung unterliegen, wird es demgemäß auf besondere Schwierigkeiten stoßen, hier das Verhalten der Spermazellen genauer zu studieren. Über das Verhalten der Spermazellen sowohl im Pollenkorn als auch im Pollenschlauch findet man bei verschiedenen Autoren verschiedene Angaben. Die Anzahl der in dieser Hinsicht untersuchten Arten ist recht beträchtlich, und es ist offenbar, daß hier in der Tat bedeutende Unterschiede vorliegen. Die Spermazellen behalten entweder ihre Individualität weiterhin bei oder dieselbe geht

früher oder später verloren. Über die von verschiedener Seite geltendgemachten Auffassungen haben schon Koernicke (1906) und Strasburger (1908) eine Zusammenfassung geliefert, auf die ich hiermit verweise. Trotzdem ich eine ganze Menge von Befruchtungsstadien bei Viburnum durchmusterte, konnte ich nicht ein einziges Mal einen Pollenschlauch und damit das Verhalten der Spermakerne studieren.

Zusammenfassung.

Vergleichen wir nunmehr die für Diervilla, Lonicera und Viburnum gemachten Befunde mit früheren zytologischen Ergebnissen, so können wir feststellen, daß trotz bedeutender Lücken und trotz manchmal verschiedener Angaben für die weibliche Haploidgeneration im allgemeinen eine gewisse Übereinstimmung zu verzeichnen ist.

Wir haben gesehen, daß bei sämtlichen Gattungen die Archesporzelle, die von einer einschichtigen Nuzellusepidermis umgeben ist, ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle wird. Asplund (1920) und Dahlgren wollen bei Viburnum und einigen anderen Viburnumarten die Bildung einer Deckzelle beobachtet haben; demgegenüber stehen die Angaben Hornes (1913—1922), aus denen zu ersehen ist, daß Viburnum opulus und lantana keine Schichtzelle aufweisen. Ebensowenig kommt es bei Viburnum tinus zur Deckzellbildung, wo nach Hooker und Thomson die EMZ nur von einer einfachen Zellschicht eingeschlossen ist. Meine eigenen Untersuchungen bestätigen die Befunde der Letztgenannten in vollem Umfange. Die Samenanlage läßt somit ihre Zugehörigkeit zu dem für die Caprifoliazeen charakteristischen unitegminaten, tenuinuzellaten Typus erkennen. Mehrmals ist es mir gelungen, die Embryosackmutterzelle im Stadium der Diakinese zu finden. Die Gemini, deren Umrisse infolge der Kleinheit der Objekte nicht immer genau verfolgt werden konnten, sind ungleichmäßig im Kernraum verteilt. Aus der Haploidzahl 18 schloß ich auf eine normale Paarung der Chromosomen.

Während Giger (1913) nur drei Makrosporen festgestellt hat, habe ich stets eine gut ausgebildete Tetrade für Lonicera gefunden. Jönson (1879/80) hat bereits auf das Vorhandensein von vier Makrosporen bei Lonicera Ledebourii hingewiesen, so daß damit die früheren Befunde zu revidieren sind. Im übrigen sind weder bei Schürhoff (1926) noch bei Schnarf (1927) diese Punkte berührt; hieraus geht hervor, daß sich beide Forscher mit einer Makrosporentriade nicht einverstanden erklären.

Hervorzuheben ist hierbei, daß bei Diervilla und Lonicera die Tetradenteilung von Wandbildung in normaler Weise begleitet ist, während diese bei Viburnum ausbleibt.

Bei Diervilla und Lonicera verdrängt die chalazale Makrospore die mikropylaren und wird zum Embryosack, während bei Viburnum alle Sporenkerne für den Embryosack in Anspruch genommen werden.

Der Embryosack entspricht bei allen untersuchten Arten dem Normaltyp; in dem normal ausgebildeten, fertigen Embryosack sah ich die acht Kerne in der durchaus üblichen Lage.

In Bezug auf die Antipodialverhältnisse hat schon Guignard (1882) bei Lonicera die Degeneration der Antipodenzellen schon oft vor der Befruchtung beobachtet. Das frühzeitige Verschwinden der Antipoden auch bei Viburnum ist aus den Befunden von Billings (1901) zu entnehmen, wonach sie an der Embryosackentwicklung keinen Anteil nehmen, da sie von dem Endosperm aufgezehrt werden. Hofmeister (1858) be-

schreibt die dem stark verjüngten Chalazaende eingefügten Antipoden von Viburnum als verhältnismäßig große Zellen.

Bei meinen Untersuchungen bin ich näher auf die drei recht ansehnlichen, allerdings gleichfalls frühzeitig absterbenden Antipoden eingegangen. Eine Vermehrung der Antipoden wurde von mir nicht beobachtet; doch finden wir in einigen Fällen, so bei Diervilla und Viburnum, daß die Antipoden zweikernig werden. Wir können also bei den Caprifoliazeen zwei Typen von Antipoden unterscheiden, und zwar zuerst den Normaltypus von drei einkernigen Antipoden und dann den Typus der mehrkernigen Antipoden. Wir finden somit eine gewisse Parallele zum Verhalten der Antipoden bei den Compositen.

Nach der Befruchtung beginnt sofort, lange vor der Embryoentwicklung, die Bildung des nukleären Endosperms in der Weise, wie sie bereits von Hegelmair (1886) für Viburnum opulus und lantana sowie Lonicera caprifolium, xylosteum und tatarica, von Went (1887) für Lonicera Ledebourii, von Jönsson (1879/80) für Lonicera caprifolium und von Schürhoff (1926) für Lonicera Ledebourii und caprifolium sowie Viburnum lantana und opulus geschildert ist, nämlich durch freie Kern- und Zellteilung. Die Tatsache, daß wir bei anderen Caprifoliazeen-Gattungen auch zelluläre Bildungsweise haben, bildet gleichfalls eine Parallele zu dem Vorkommen beider Endospermbildungsarten bei den Compositen.

Endlich möchte ich noch auf das Vorkommen mehrkerniger Zellen an den Griffelkanälen von Viburnum hinweisen — ich habe bis zu 16 Kernen in einer Zelle wahrnehmen können —, welche mit den von Schürhoff (1916) bei Sambucus beschriebenen zweikernigen „Drüsenzellen" vollkommen übereinstimmen. Familler (1896) dagegen hält die gleichen bei Viburnum opulus, lantana, Lentago, tinus, cuneiforme und cutinifolium beobachteten mehrkernigen Zellen für „verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane". Zu demselben Ergebnis kommt Dahlgren (1927), der das Vorkommen „rudimentärer Samenanlagen" bei Viburnum opulus und lantana beschreibt. Ohne indes letztere Behauptung vollständig abzulehnen, diese Anlage der Zellen als Rudiment früher vorhandener Fruchtblätter anzusehen, möchte ich mich jedoch aus Gründen, die ich an anderer Stelle genannt habe, eher der Meinung Schürhoffs anschließen, der in den mehrkernigen Zellen „Drüsenzellen" sieht, denen eine sekretorische Tätigkeit zukommt.

Wenden wir uns nunmehr zur Entwicklung des männlichen Gametophyten, so konnte ich feststellen, daß die plasmareichen Pollenmutterzellen durch ihre Größe und stark gefärbten Kerne sofort auffallen. Die Synapsis ist stets häufig anzutreffen. Die Feststellung der Chromosomenzahl ist mir bei allen Gattungen auf dem Diakinesestadium gelungen. Als Haploidzahl wurde von mir die Zahl 18 festgestellt, was in vollkommener Übereinstimmung mit den bei Tischler (1931) zitierten Zahlen steht (abgesehen von der Ausnahme bei Lonicera stabiana).

Aus meinen Untersuchungen geht ferner hervor, daß die Tetradenteilung bei allen untersuchten Pflanzen nach dem Furchungsschema verläuft.

Ferner konnte ich zeigen, daß die reifen Pollenkörner stets dreikernig sind, so daß also die Caprifoliazeen in ihrer Pollenentwicklung und Chromosomenzahl sich vollkommen einheitlich verhalten.

Nach Juel (1915) und Schürhoff (1924) kommt es bei Lonicera coerulea und anderen Lonicera-Arten zur Bildung eines echten Perriplasmodiums, während Schnarf (1929) und Juel (1915) glauben, für Viburnum ein verschiedenes Verhalten in der Plasmodiumbildung feststellen zu können. Bei Diervilla dagegen finden wir nach eigenen Beobachtungen Schürhoffs

kein Periplasmodium vor. Meine Beobachtungen stimmen mit denen der genannten Autoren vollkommen überein. Bei Lonicera haben wir somit ein Syncytium, welches aus den Tapetenzellen der Antheren durch Auflösung der Wände entsteht und ins Pollenfach einwandert. Hierbei kommt es zur Verschmelzung der Protoplasten. Bei Viburnum beobachtete ich eine andere Plasmodiumbildung, indem hier die Zellwände mehr oder weniger erhalten blieben, die Tapetenzellen aber amöboid wurden und ins Pollenfach einwanderten. Auch diese Bildung kann man nach Ansicht Schürhoffs zu den Periplasmodien im weiteren Sinne rechnen. Einzig und allein Diervilla besaß kein Periplasmodium.

Auswertung.

Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich für die männliche und weibliche Haploidgeneration der Caprifoliazeen folgendes Bild:

In der männlichen Haploidgeneration zeigen die Caprifoliazeen eine völlige Parallelentwicklung zu den Compositen, doch sind die einzelnen Typen der Progressionen noch nicht zu der Vollkommenheit gelangt, wie wir sie bei den Compositen antreffen. Von besonderer Bedeutung ist die Entwicklung des Periplasmodiums, die bei den Caprifoliazeen entweder auf dem Stadium stehen bleibt, auf welchem die Zellgrenzen der Tapetenzellen noch erhalten sind, oder aber bereits zu einem typischen Syncytium geführt hat. Bei den Compositen ist, von einigen noch nachzuprüfenden Angaben abgesehen, der Zustand des Syncytiums in jedem Falle erreicht.

Eine andere außerordentlich wichtige Progression ist die Dreikernigkeit des Pollenkornes, die sich durchweg bei den Caprifoliazeen und Compositen vorfindet. Aber auch hier zeigen die Compositen gegenüber den Caprifoliazeen eine höhere Spezialisierung dadurch, daß sich die Spermakerne bei ihnen zu wurmförmigen Gebilden differenziert haben, während sie bei den Caprifoliazeen noch klein und eiförmig sind.

Es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß das Fehlen von Periplasmodien und dreikernigen Pollenkörnern bei den Campanulazeen schon allein ausreichen dürfte, diese beiden Familien in getrennten Reihen unterzubringen.

Für die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration der Caprifoliazeen ergibt sich folgendes Bild: Zwar hebt sich der unitegminate, tenuinuzellate Typus der Samenanlage als prinzipielles Kennzeichen bei allen untersuchten Gattungen und Arten heraus; während jedoch in den meisten Fällen die Reduktion des Nuzellus bis zum einzelligen Archespor vorgeschritten ist, finden wir in verkümmerten Samenanlagen von Sambucus racemosa noch mehrere primäre Archesporzellen. Es sei darauf hingewiesen, daß auch die Compositen nebeneinander teils ein vielzelliges, teils ein einzelliges Archespor besitzen, während die Campanulazeen stets nur ein einzelliges Archespor aufweisen.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß die chalazale Makrospore einen normalen achtkernigen Embryosack liefert, andererseits aber konnte ich nachweisen, daß bei Viburnum alle 4 Makrosporen zum Aufbau des Embryosacks verwendet werden. Die Ausbildung von 16 kernigen Embryosäcken habe ich dagegen niemals feststellen können. Die Verwendung von 4 Makrosporen zum Aufbau des Embryosacks findet sich bei manchen Dipsacazeen und Compositen, und meistens werden dann noch bei diesen Pflanzen 16-kernige Embryosäcke ausgebildet. Ein solches Verhalten findet sich jedoch nicht bei den Campanulazeen.

Die Antipoden sind bei den Caprifoliazeen teils einkernig, teils

zweikernig, und auch hierin ist eine gewisse Parallele zu den Compositen zu erkennen, bei denen neben einkernigen Antipoden auch die verschiedensten Typen der Antipodenvermehrung vorkommen, sei es, daß die Antipodenzellen eine Vermehrung erfahren oder nur die Kerne. Auch wenn nur die Kerne der Antipoden sich vermehren, kann dies bei den Compositen entweder durch Mitose oder durch Amitose erfolgen.

Besonders bemerkenswert ist auch die völlige Übereinstimmung in Bezug auf die Endospermbildung, die bei den Caprifoliazeen teils nach dem zellulären, teils nach dem progressiveren nukleären Typus vor sich geht und in gleicher Weise bei den Compositen erfolgt. Die Campanulazeen zeigen im Gegensatz hierzu ein typisches Haustorialendosperm, wie es sich weder bei den Compositen noch bei einer Familie der Rubiales findet.

Es dürfte zweckmäßig sein, zu einem Vergleich auch die Valerianazeen und die Dipsacazeen heranzuziehen, da sich aus diesem Vergleich einerseits die Einheitlichkeit der Entwicklungstendenzen der Valerianazeen, Dipsacazeen, Caprifoliazeen und Compositen und andererseits die Verschiedenartigkeit derselben bei den Campanulazeen am besten ersehen läßt. Wir beziehen uns bei diesen Angaben auf die Veröffentlichungen von Asplund (1920) und Braun (1929). Der männliche Haplont ist charakterisiert durch die Dreikernigkeit der Pollenkörner nach Elfving (1878), sowie zum Teil nach eigenen Untersuchungen von Schürhoff, die er in seiner „Zytologie der Blütenpflanzen" (1926), S. 627, mitteilt. Ferner werden Tapetenperiplasmodien ausgebildet. Das weibliche Archespor ist sowohl einzellig wie vielzellig. Die Antipoden werden meistens durch Mitose zweikernig, können aber auch drei- bis vierkernig werden. Der Embryosack ist von einem typischen Tapetum umgeben. Das Endosperm wird nach dem zellulären Typus gebildet. Im übrigen entwickeln sich die Valerianazeen und Dipsacazeen genau so wie die Caprifoliazeen und Compositen, so daß jedes Bild aus dem Entwicklungsgange der männlichen und weiblichen Haploidgeneration ebenso auf die Caprifoliazeen wie auf die Compositen paßt. Was daher von den Caprifoliazeen gesagt wird, gilt bis in die Einzelheiten genau so gut für die Valerianazeen und Dipsacazeen. Und mit demselben Recht, mit dem uns die einzelnen Entwicklungsphasen der Haploidgeneration der Valerianazeen, Dipsacazeen und Caprifoliazeen den Schluß auf eine „natürliche Verwandtschaft" gestatten, müssen wir diesen Schluß auf Grund der gleichen Befunde auch auf das Verhältnis der Valerianazeen, Dipsacazeen und Caprifoliazeen einerseits und der Compositen andererseits ausdehnen.

Fritsch (1892) betrachtet die Stellung der Caprifoliazeen vom phylogenetischen Standpunkt. Es sei folgendes wiedergegeben: „Die Gattung Viburnum nähert sich im Habitus den Cornazeen, die trotz ihrer freiblättrigen Corolla ohne Zweifel phylogenetische Beziehungen zu der Rubiazeenreihe haben. Die Reihe: Dipsacaceae — Valerianaceae — Rubiaceae (incl. Caprifoliaceae) — Cornaceae — Araliaceae — Umbelliferae steht somit in unzweifelhaftem Zusammenhange. Im System von Bentham und Hooker stehen diese Familien auch in der eben bezeichneten Reihenfolge (nur umgekehrt). Die Frage, welche dieser Familien die älteste ist und etwa der Ausgangspunkt für die übrigen gewesen sein könnte, läßt sich natürlich nicht so ohne weiteres beantworten. Jedoch sprechen gute Gründe für eine Annahme, daß die Valerianaceae und Dipsaceae, die zygomorphen Lonicereae und andererseits auch die Umbelliferae relativ jüngeren Ursprungs sind." Auch Warming (1929) betont die große Übereinstimmung mit den Cornazeen und bringt diese in nahe Beziehungen zu den Caprifoliazeen. Ebenso sagt Wettstein (1924): „Von Dialype-

talen, welche den dialypetalen Urformen der Rubiales nahestehen, kommen wohl in erster Linie die Umbelliflorae, insbesondere die Cornaceae in Betracht, bei welchen sich vielfach Anklänge an die Rubiales finden."

Aus meinen Ergebnissen geht hervor, daß die Caprifoliazeen in der verschiedensten Weise Ansätze zu neuen Entwicklungstendenzen zeigen und daß diese gleichen Entwicklungstendenzen von den Compositen aufgenommen und weiter ausgestaltet sind, so daß man auf Grund der Haploidentwicklung die Compositen als eine höhere Stufe der Caprifoliazeen ansehen kann, und zwar in einer gradlinigen Entwicklung, bei der auch alle Zwischenstufen vorhanden sind.

Dagegen zeigen die Campanulazeen gewissermaßen eine zum Stillstand gekommene Haploidentwicklung, bei der sich die Entwicklungstendenzen, die wir bei den Compositen schon mehr oder weniger ausgeprägt antreffen, in keiner Weise andeuten.

Kommen wir somit auf Grund der Haploidentwicklung zu einer Ablehnung naher verwandtschaftlicher Beziehungen der Campanulazeen zu den Compositen und zu einem Anschluß der Compositen an die Caprifoliazeen, so wird diese Schlußfolgerung noch eine weitere Stütze erhalten, wenn es gelingt, die Campanulazeen auch auf Grund ihrer Haploidgeneration an andere Reihen des Systems anzuschließen.

Im Syllabus von Eichler (1875) folgen die Campanulazeen auf die Plantaginazeen und auch Warburg (Die Pflanzenwelt, 1922, 3, S. 220) gibt an, daß Beziehungen zwischen den Plantaginazeen und den Campanulazeen erkennbar sind. Wenn wir diese Anschauungen an der Haploidgeneration nachprüfen, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß die Haploidgeneration der Plantaginazeen mit der der Campanulazeen in allen Hauptpunkten übereinstimmt, so daß auf Grund der Entwicklung der Haploidgeneration nichts dagegen spricht, zwischen diesen beiden Familien verwandtschaftliche Beziehungen anzunehmen.

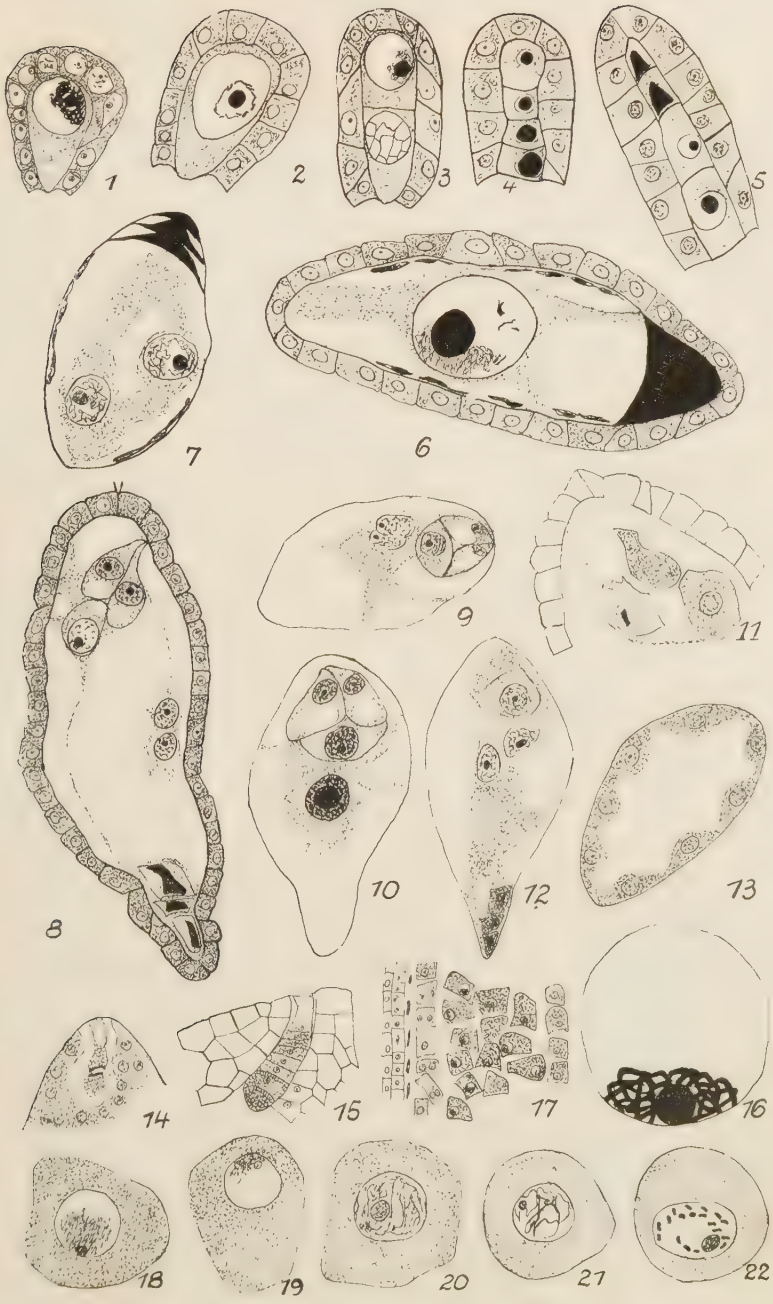
In der männlichen Haploidgeneration zeigen beide Familien zweikernige Pollenkörner und das Fehlen der Periplasmodien im Gegensatz zu den Caprifoliazeen und Compositen.

In der weiblichen Haploidgeneration finden wir stets ein einzelliges Archespor, stets die Entwicklung eines normalen Embryosacks aus der chalazalen Makrospore, stets drei einkernige Antipoden und endlich die Entwicklung eines typischen Haustorialendosperms. Die Bildung der Endospermhaustorien ist allerdings bei beiden Familien sehr abweichend, woraus sich eine Divergenz der Entwicklungsrichtung annehmen läßt.

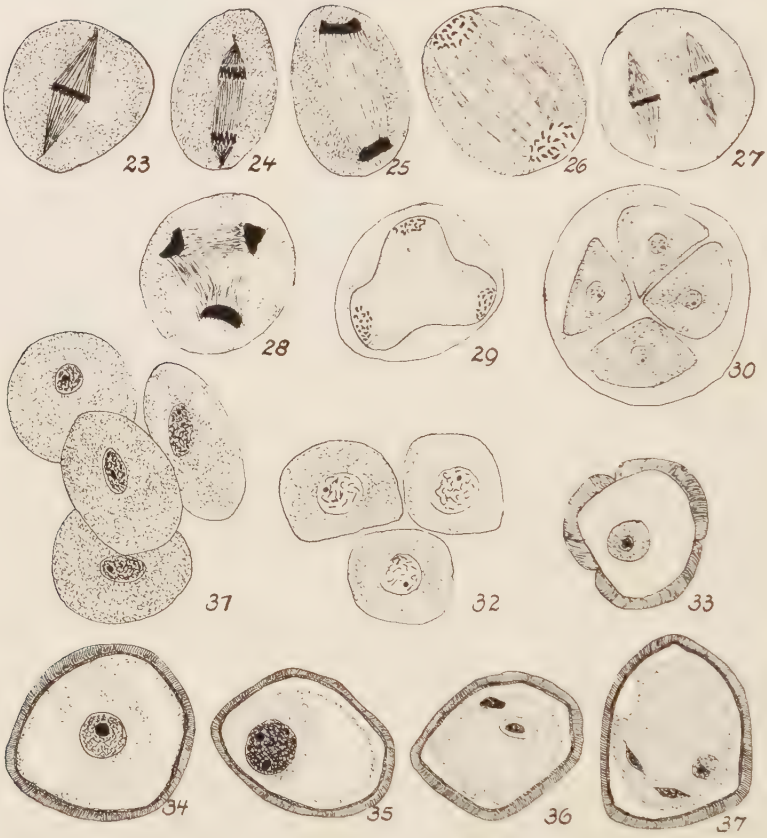
Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Compositen auf Grund ihrer Haploidentwicklung eine höhere Stufe gegenüber den Caprifoliazeen darstellen, daß aber alle ihre Progressionen schon bei den Caprifoliazeen angelegt sind. Die Haploidgeneration der Compositen bildet infolgedessen eine gradlinige Weiterentwicklung der Haploidgeneration der Caprifoliazeen, woraus man unbedingt den Schluß auf eine sehr nahe Verwandtschaft ziehen kann. In der Reihenfolge Valerianazeen — Dipsacazeen — Caprifoliazeen — Compositen würde somit die Verwandtschaft der einzelnen Familien mit den Compositen am besten zum Ausdruck kommen.

Andererseits zeigen die Campanulazeen in keiner Weise ähnliche Entwicklungstendenzen der Haploidgeneration wie die Compositen und können daher nicht als mit diesen verwandt angesehen werden. Der Entwicklungstypus der Haploidgeneration der Campanulazeen zeigt eine Parallelentwicklung zu den Plantaginazeen, und es steht daher zytologisch nichts im Wege, die Campanulazeen in irgend einer Form an die Plantaginazeen anzugliedern.

Tafel Ia



Tafel Ib



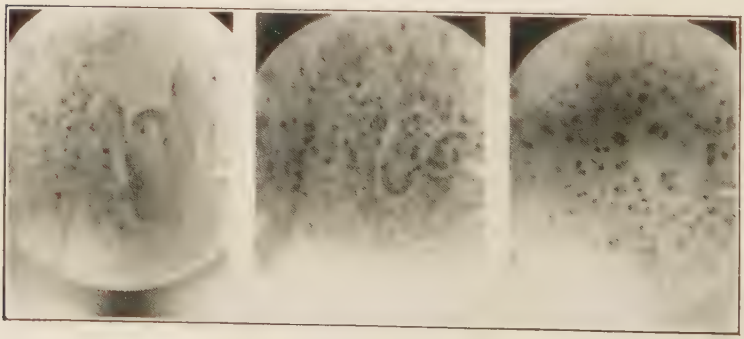
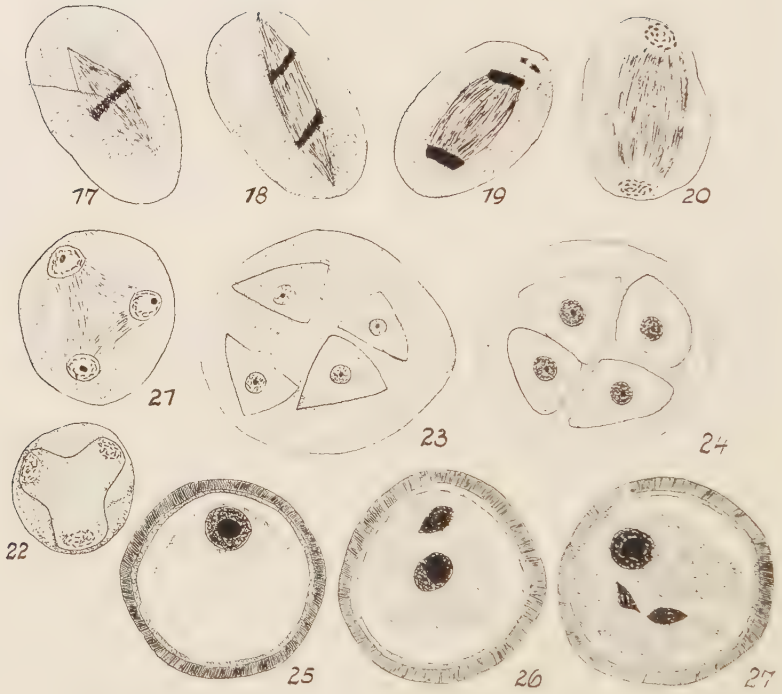


Photo I, 1. Photo I, 2. Photo I, 3.

Tafel IIa

Tafel II b



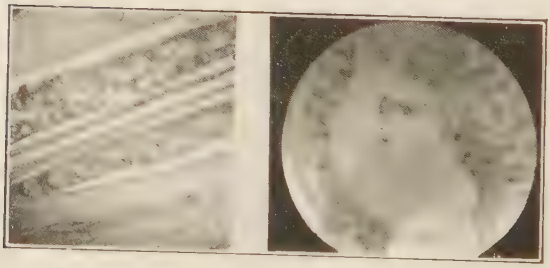
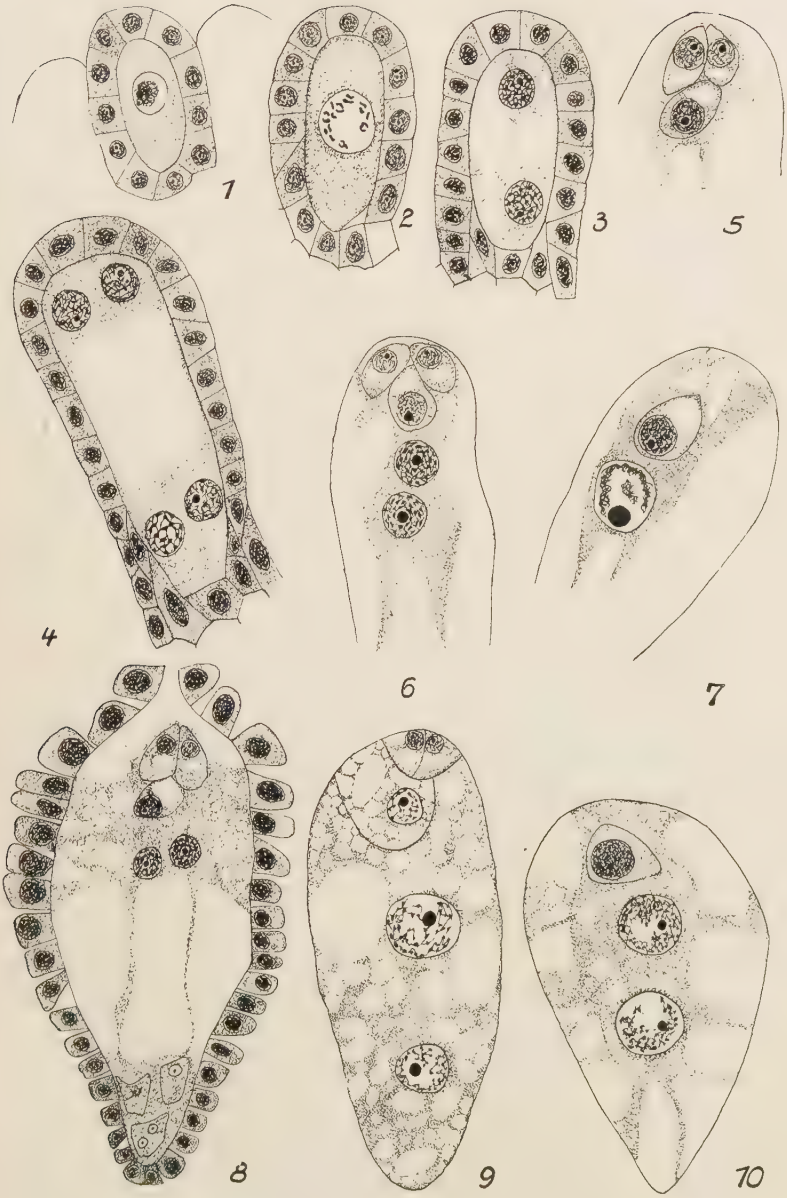


Photo II. 1. Photo II. 2.

Tafel IIIa



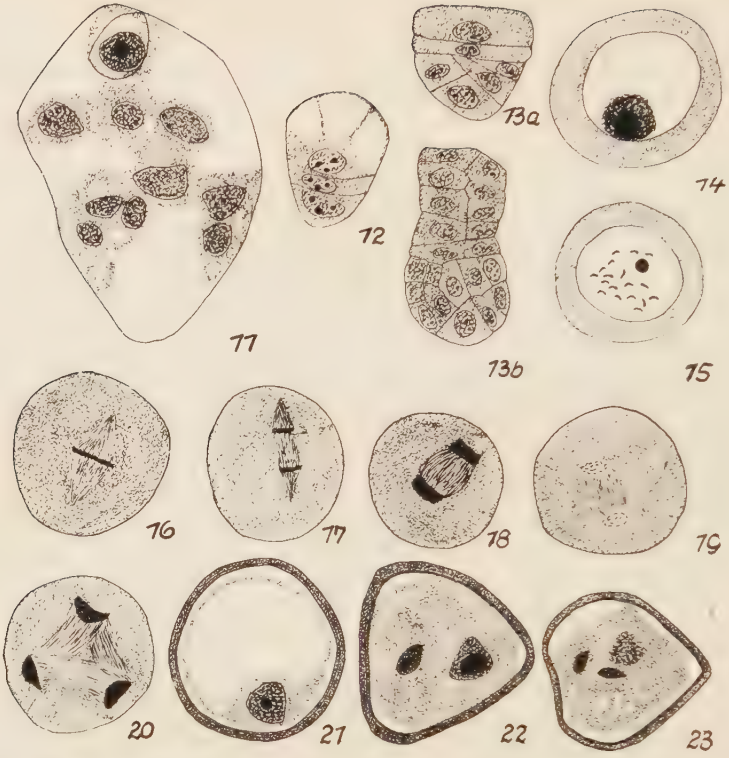


Photo III, 1.

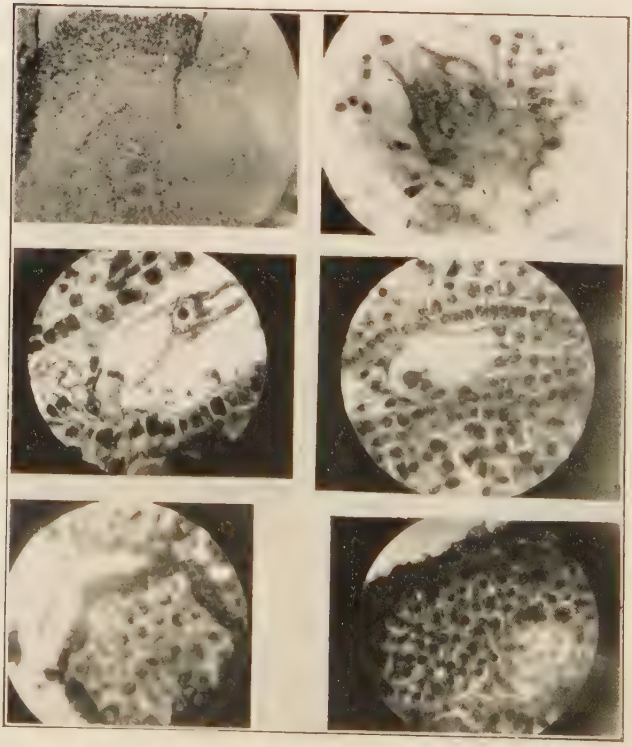


Photo III, 2.

Photo III, 3.

Photo III, 4.

Photo III, 5.

Photo III, 6.

Figuren-Erklärung.

Tafel I a und b. **Diervilla.**

Fig. 1. Eine EMZ in Synapsis. 1 : 1200.
2. Eine EMZ in Diakinese. 18 Gemini. Nukleolus sichtbar. 1 : 1200.
3. Normale Dyade. 1 : 1200.
4. Makrosporentetrade. 1 : 1200.
5. Degeneration der mikropylaren Makrosporen. Die chalazale Makrospore zum Embryosack bestimmt. 1 : 2200.
6. Einkerniger Embryosack. Die degenerierten Makrosporen sowie Überreste der Nuzellusepidermis sind zu sehen. 1 : 2200.
7. Zweikerniger Embryosack. Zwischen den Kernen eine Vakuole. 1 : 1200.
8. Reifer Embryosack. Eiapparat, Polkerne und linear angeordnete Antipoden. 1 : 1200.
9. Polkerne während der Verschmelzung. 1 : 1200.
10. Sekundärer Embryosackkern. Nach Herstellung der Diploidität in hochgrädigem Spirem. 1 : 1200.
11. Synergiden und Eizelle nach der Befruchtung. 1 : 1200.
12. Erste Endospermteilung. Keine Wandbildung, also nukleäre Bildungsweise. Antipoden bereits degeneriert. 1 : 1200.
13. Wandständige Plasmaschicht mit zahlreichen Endospermkernen. 1 : 1200.
14. Erste Teilung des Eies. 1 : 700.
15. Achtzelliger Vorkeim. 1 : 700.
16. Höhepunkt der Synapsis: Dichtes Pachynema. 1 : 2200.
17. Ausschnitt aus einer Theca eines jungen Staubblattes (Längsschnitt). 1 : 550.
18. Zygonema-Stadium. Präsynaptisch. 1 : 2200.
19. PMZ in Synapsis. 1 : 2200.
20. Spiräen. 1 : 2200.
21. Stadium kurz vor der Diakinese. 1 : 2200.
22. Diakinese. 1 : 2200.
23. Kernplatte der Reduktionsteilung. 1 : 2200.
24. Anaphase. Wanderung der Chromosomen. 1 : 2200.
25. Telophase. Anaphase beendet. 1 : 2200.
26. Interkinese. 1 : 2200.
27. Metaphase der homoiotypischen Teilung. 1 : 2200.
28. Konstituierung der Tetradenkerne. 1 : 2200.
29. Abgrenzung der Pollenkörner nach dem Furchungsschema. 1 : 2200.
30. Pollentetrade. 1 : 2200.
31. Die Pollenkörner beinahe schon isoliert. 1 : 2200.
32. Junge Pollenkörner. 1 : 2200.
33. Querschnitt durch einkernigen Pollen. 1 : 1200.
34 u. 35. Einkernige, im Wachstum fortgeschrittenere Pollenkörner. 1 : 2200.
36. Zweikerniges Pollenkorn. 1 : 1200.
37. Reifes, dreikerniges Pollenkorn. 1 : 2200.

Phot. I 1. Auflockerung des dichten Pachynemas der EMZ: kontinuierliches Spirem. 1 : 1200
I 2. EMZ in Diakinese. 1 : 1200.
I 3. Vierkerniger Embryosack. 1 : 1200.

Figuren-Erklärung.

Tafel II a und b. **Lonicera.**

Fig. 1. Eine EMZ in Synapsis. 1 : 1200.
2. Eine EMZ in Diakinese. 18 peripher angeordnete Gemini. Nukleolus sichtbar. 1 : 1200.
3. Dyade. 1 : 1200.
4. Makrosporentetrade. 1 : 1200.
5. Zweikerniger Embryosack. Die degenerierten Makrosporen sowie Überreste der Nuzellusepidermis sind zu sehen. Zwischen den Kernen eine Vakuole. 1 : 1200.
6. Vierkerniger Embryosack. Die 4 Kerne gerade in Teilung begriffen. Je zwei Spindeln stehen senkrecht aufeinander. 1 : 1200.
7. Reifer Embryosack. Eiapparat, Polkerne und noch gut erhaltene Antipoden. 1 : 700.
8. Die beiden Polkerne kurz vor der Verschmelzung. 1 : 1200.
9. Eiapparat mit sekundärem Embryosackkern. 1 : 1200.
10. Erste Endospermteilung. Keine Wandbildung, also nukleäre Bildungsweise. 1 : 1200.
11. Wandständige Plasmaschicht mit mehreren Endospermkernen. 1 : 1200.
12. Zweizelliger Embryo mit Apikal- und Basalzelle. 1 : 550.
13. Vierzelliger Embryo. 1 : 550.
14. Längsschnitt einer jungen Anthere. PMZ zur präsynaptischen Zeit. T_1 = wandständige Tapetenzellage; Zellen, ein- bis zweikernig, liegen noch in Urform aneinander. T_2 = innere Tapetenzellage; stößt bereits zum größten Teil „zellig" ins Archespor. Diese Zellen, deren Wände sich aufzulösen beginnen, sind bis vierkernig geworden. 1 : 550.
15. PMZ in Synapsis. 1 : 2200.
16. Diakinese. 18 Chromosomen, peripher angeordnet. 1 : 2200.
17. Kernplatte der Reduktionsteilung. 1 : 2200.
18. Anaphase. Wanderung der Chromosomen. 1 : 2200.
19. Telophase. Anaphase beendet. 1 : 2200.
20. Interkinese. 18 Chromosomen. 1 : 2200.
21. Homoiotypische Teilung. Konstituierung der Tetradenkerne. 1 : 2200.
22. Abgrenzung der Pollenkörner nach dem Furchungsschema. 1 : 2200.
23. Pollentetrade. Tochterzellen dreieckig. 1 : 1200.
24. Pollentetrade. Tochterzellen rundlich-oval. 1 : 1200.
25. Einkerniges Pollenkorn. Vakuolenstadium. Stäbchen- und Körnerschicht der Exine. 1 : 1200.
26. Zweikerniges Pollenkorn. 1 : 1200.
27. Reifes, dreikerniges Pollenkorn. 1 : 1200.

Phot. II 1. Freie Endospermkerne. Ihre Lage ist zum Teil in der Mitte des Embryosacks, zum Teil wandständig. 1 : 1200.
II 2. Einkernige Pollen im Vakuolenstadium. Höhepunkt der Periplasmodiumentwicklung. Zellgrenzen erhalten. 1 : 700.

Figuren-Erklärung.

Tafel III a und b. **Viburnum.**

Fig. 1. Eine EMZ in Synapsis. 1 : 1200.
2. Eine EMZ in Diakinese. 18 Gemini. Nukleolus nicht mehr vorhanden. 1 : 1200.
3. Dyade. 1 : 1200.
4. Makrosporentetrade (vierkerniger Embryosack). 1 : 1200.
5. Eiapparat. 1 : 1200.
6. Eiapparat. Die beiden Polkerne vor der Verschmelzung. 1 : 1200.
7. Eizelle, darunter der sekundäre Embryosackkern, entstanden aus der Verschmelzung der beiden Polkerne. 1 : 700.
8. Achtkerniger Embryosack. Sichtbar die beiden Synergiden mit Eizelle, die beiden Polkerne und die drei Antipoden, von letzteren die eine einkernig, die zweite zweikernig und die dritte gerade in Teilung befindlich. 1 : 1200.
9. Eine Antipode, sekundärer Embryosackkern und Eikern übereinanderliegend. 1 : 1200.
10. Erste Endospermteilung. Nukleärer Bildungstyp. Keine Wandbildung. 1 : 1200.
11. Zahlreiche freie Endospermkerne an der Peripherie und in der Mitte des Embryosacks. 1 : 850.
12. Erste und zweite Teilung des Embryo erfolgt transversal. 1 : 550.

13 a u. b Die sich anschließenden Teilungen des Embryo erfolgen vertikal und transversal. 1 : 550.

14. PMZ in Synapsis. 1 : 2200.
15. Diakinese. 18 Chromosomen. 1 : 2200.
16. Kernplatte der Reduktionsteilung. 1 : 2200.
17. Anaphase. Wanderung der Chromosomen. 1 : 2200.
18. Telophase. Anaphase beendet. 1 : 2200.
19. Interkinese. 1 : 2200.
20. Homoiotypische Teilung. Konstituierung der Tetradenkerne. 1 : 2200.
21. Einkerniges Pollenkorn. Vakuolenstadium. Deutliche Exine. 1 : 2200.
22. Zweikerniges Pollenkorn. 1 : 2200.
23. Reifes, dreikerniges Pollenkorn. 1 : 2200.

Phot. III 1. Griffelkanal und mehrere „Drüsenzellen", mehrere Kerne enthaltend. 1 : 700.

III 2. Eine mehrkernige Zelle. 1 : 1200.

III 3. Befruchteter Zentralkern. Endospermkern triploid. 1 : 1200.

III 4. Wandständige Plasmaschicht mit mehreren Endospermkernen. 1 : 1200.

III 5 u. 6. Amöboides Antherentapetum. Einwandern des Inhaltes der Tapetenzellen in den Antherenraum. Zellwände bleiben erhalten. 1 : 1200.

Sämtliche Zeichnungen und Photos sind um die Hälfte verkleinert.

Literaturverzeichnis.

Andrews, F. M. Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron. (Beih. Bot.C.bl. 14. 1901).

Asplund, E. Stud. Entw. gesch. Blüten ein. Valerianac. (Kgl. Sv. Vet. ak. Handl. 61. 1920).

Armand. Fécondat. et dével. de l'embryon chez les Lobeéliacées (C.r. Ac.Sc. Paris. 155. 1912).

Balicka-Iwanowska, G. Contrib. à l'étude du sac embr. chez certains gamopétales. (Flora. 86. 1899).

Barnes, Chr. R. The process of fertilizat. in Campanula americana L. (Bot. Gaz. 10. 1885).

Beiheft: Rep. Fedde. 41. (Btge. Syst. Pfl.geogr. 3).

Billings, F. H. Btge. Kenntn. Samenentwickl. (Flora. 88. 1901).

Bliss, M. C. Contribut. life hist. of Viola. (Ann. Bot. 26. 1912).

Braun, W. Haploidgeneration d. Dipsacaceen. Diss. Berlin 1929.

Brough, P. Stud. Goodeniac. I. Life-hist. of Dampiera stricta (R. B.) (Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 52. 1927).

Capus, G. Anatomie du tissu conducteur. (Ann. sc. nat. bot. (6) 6. 1878).

Coultera. Chamberlain, Ch. J. Morphol. angiosperms. N. Y. 1903.

Dahlgren, K. V. O. Zytolog. u. embryolog. Stud. Primul. u. Plumbag. (Kgl. Sv. Vet. Handl. 56. 1916).

— Morphol. d. Nuzellus m. besond. Berücks. d. deckzellosen Typen. (Jb. wiss. Bot. 1927).

Diels, L. Formenbildungsprozeß bei d. Blütencecidie v. Lonicera Untergatt. Periclymenum. (Flora. 105. 1913).

Digby, L. Cytolog. Prim. Kew. (Ann. Bot. 26. 1912).

Eichinger, A. Vergl. Entwickl. gesch. Adoxa u. Chrysosplenium. (Mitt. Bayer. Bot. Ges. 2).

Eichler, A. W. Blütendiagramme. I. 1875.

Elfving, F. Stud. über d. Pollenkörner d. Angiospermen. (Jen. Zs. Nat. wiss. 13. 1878).

Engler, A. u. Gilg, E. Syllabus d. Pflanzenfamil. 7. Aufl. 1912.

— u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1891.

Ernst, A. Zur Phylogenie d. Embryosack. d. Angiosp. (Ber. Dt. Bot. Ges. 26 a. 1908).

Familler, I. Biogen. Unters. ü. verkümmerte o. umgebild. Sexualorgane. (Flora. 82. 1896).

Farr, C. H. Cytokines. pollenmothercells (Mem. N. Y. Bot. Gard. 6. 1916).

— Cell divis. furrow. i. Magnolia (Am. Journ. Bot. 5. 1918).

— Meiotic cytokines. Nelumbo (Am. Journ. Bot. 9. 1922).

Fritsch, K. in Engler-Prantl. Natürl. Pfl.fam. 1891.

— Gatt. d. Caprifoliazeen (Verh. zool. bot. Ges. Wien. 42. 1892).

Giesenhagen. Lehrbuch d. Botanik. 1928.

Giger, E. Linnaea borealis L., e. monograph. Stud. (Beih. Bot C.bl. 30, Abt. 2. 1913).
Goebel, K. Beiträge z. Kenntn. gefüllter Blüten (Jb. wiss. Bot. 17. 1886).
Guéguin, F. Anatomie compar. du tissu cond. du style et du stigm. d. Phanérog. 1901/02.
Guignard, L. Les centres cinét. chez l. végét. (Ann. sc. nat. Bot. S. 8,5. 1898).
— Recherches sur le sac embr. d. phan. ang. (Ann. sc. nat. Bot. S. 6, 13. 1893. S. 136/199.
Hannig, E. Über d. Bedeut. d. Periplasm. (Flora. 102. 1911).
Hegelmair, F. Zur Entw.gesch. end. Gewebekörper (Bot. Zeit. 44. 1886).
— Vgl. Unters. Entw. dik. Keime. 1878.
— Unters. Morph. Dikotylen-Endosperms (Nova Acta. Leop. Carol. Dt. Ak. Nat. 49. 1887).
Hoeck, F. in Engler-Prantl: Nat. Pfl.Fam. 1891.
Hofmeister, W. Neue Btge. Kenntn. Embryoentw. I. Dikotyled. mit ursprüngl. einzelligem Endosperm (Abh. Sächs. Ges. Wiss. 4. 1859).
— Neuere Beobacht. Embryobild. Phanerogam. (Jb. wiss. Bot. 1. 1858).
Horne, A. S. in Trans. Linn. Soc. Lond. Ser. 2, 3. 1913—22.
Hutchinson, J. Fam. Flow. plants. Dicotyled. 1926.
Jönsson, B. Lonicera . . . (Lunds Univ. Arsskr. 16. 1879).
Juel, H. C. Btge. Kenntn. Tetr. (Jb. w. Bot. 35. 1900).
— Unters. Auflös. Tapetenzellen (Jb. wiss. Bot. 56. 1915).
Koernicke, M. Zentrosomen bei Angiospermen (Flora. 96. 1904).
Lagerberg, T. Stud. entw.gesch. u. syst. Stellung v. Adoxa moschat. L. (Kgl. Sv. Vet. Handl. 44, 4. 1909).
Meves. Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. (Ber. Dt. Bot. Ges. 1904. 22, 5).
Mottier, D. M. Beiträge z. Kenntn. d. Kernteil. in den Pollenmutterzellen. . . (Jb. wiss. Bot. 30. 1897).
Nemec. Problem. d. Befruchtungsvorgänge . . . Berlin 1910, S. 425.
— a. a. O. S. 427.
Palm, B. Stud. Konstruktionstypen u. Entwickl.wege (Ak. Abh. Stockholm. 1915).
Schnarf, K. Embryol. d. Angiospermen. in Linsbauer, Handb. Pfl. anat. 10, 2. 1929).
Schürhoff, P. N. Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis. (Flora. 109, S. 55. 1916).
— Synergidenhaustorien der Calenduleae u. Arctotideae . . . (Ber. Dt. Bot. Ges. 44. 1927).
— Über die Teilung d. generativen Kerns vor d. Keimung d. Pollenkornes. (Arch. f. Zellforsch. 15. 1919).
— Zur Zytologie von Melandryumzwittern. (Ber. Dt. Bot. Ges. 43. 1925).
— Die Zytologie d. Blütenpflanzen. 1926.
— Die Haploidgeneration d. Blütenpfl. 1924.
— Über regelmäßiges Vorkommen 2 kern. Zellen a. d. Griffelkan. v. Sambucus. (Biol. Zentr.bl. 36. 1916).
— Zur Pleiophylie d. Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwickl. (Repert. spec. nov. 1926/426).
Strasburger, Lehrbuch der Botanik. 17. Aufl. 1928.
— Chromosomenzahlen. . . . (Jb. wiss. Bot. 44. 1908).

— Über geschlechtsbest. Ursachen (Jb. wiss. Bot. 48. 1910).
Van Tieghem, Ph. Structure de quelques ovules. . . . (Journ. Bot. 12. 1928).
— L'Hypostase (Ann. sc. nat. s. 8, 17. 1903).
— Sur l'hypostase (Ann. sc. nat. s. 8, 17. 1903).
Tischler, G. Pflanzl. Chromosomenzahlen. (Tab. biol. 7. Periodic. 1. 1931).
— Allg. Pflanzenkaryol. in Linsbauer, Handb. Pfl.anat. 2. 1921—22.
Vesque. Développ. du sac embryonn. d. phanérog. angiospermes (Ann. sc. nat. bot. s. 6, 6. 1878, S. 237/283).
— Nouv. recherches sur le développement d. phanérog. angiosp. (Ann. sc. nat. bot. S. 6, 8. 1879 a, S. 261/390).
Vidal. Recherches sur le sommet de l'axe dans la ffeur des Gamopetales. Diss. Grenoble.
Warming-Möbius. Handbuch d. systemat. Bot. 1929.
Wefelscheid, G. Über die Entwicklung der generat. Zelle. Diss. Bonn 1911.
Went, F. A. F. C. Beobachtungen über Kern- und Zellteilg. (Ber. Dt. Bot. Ges. 1887).
Wettstein. Handbuch d. systemat. Botanik. 3. Aufl. 2. 1924.
Wille, N. Entwickl.gesch. d. Pollenkörner d. Angiospermen. . . . (Forhandl. Vid. Selsk. Christiana. 1886. AB 5200)
Yamaha, Gihei. Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung. . . (Jap. Journ. Bot. 3. 1926/27).

Lebenslauf.

Ich, Alfred Jeran, wurde am 25. Februar 1902 als Sohn des Reichsbahn-Oberinspektors Viktor Jeran in Bromberg, Prov. Posen, geboren. Dort besuchte ich drei Klassen Volksschule und trat dann in das Humanistische Friedrichs-Gymnasium zu Bromberg ein. Nachdem mir bei meinem Abgange von der Schule im Jahre 1919 das Zeugnis der Reife zuerkannt worden war, trat ich in den Grenzschutz Ost ein, dem ich bis zum 16. Januar 1920 angehörte. Nach meinem Ausscheiden aus dem Militärdienst war ich mehrere Jahre im Bürodienst bei der Reichsbahn und der Diskonto-Gesellschaft tätig und begann am 1. April 1925 meine Apothekerlaufbahn. Die zweijährige Lehrzeit verbrachte ich in der Luther-Apotheke zu Wittenberg. Im März 1927 legte ich das pharmazeutische Vorexamen ab. Nach Ableistung der einjährigen Assistentenzeit bezog ich im Sommersemester 1928 die Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin und widmete mich dem Studium der Pharmazie. Im Jahre 1930 bestand ich das Pharmazeutische Staatsexamen. Nachdem ich eine Zeitlang in der Praxis tätig gewesen war, betrieb ich vom Wintersemester 1932/33 ab botanische Studien an der Universität Berlin.

Meinen Universitätslehrern, den Herren Professoren Anselmino, Brieger, Dessoir, Diels, Gilg, Mannich, Noack, Pilger, Pringsheim, Schiemann, Schürhoff, Spranger auch an dieser Stelle zu danken, ist mir eine angenehme Ehrenpflicht.